

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À MONTRÉAL

QUALITÉ DES PARCELLES D'HABITAT RÉSIDUEL DES PAYSAGES AMÉNAGÉS  
EN FORÊT BORÉALE MIXTE POUR LA REPRODUCTION ET L'ALIMENTATION  
DU PIC MACULÉ (*SPHYRAPICUS VARIUS*)

MÉMOIRE  
PRÉSENTÉ  
COMME EXIGENCE PARTIELLE  
DE LA MAÎTRISE EN BIOLOGIE

PAR  
SIMON BÉDARD

JANVIER 2013

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À MONTRÉAL  
Service des bibliothèques

Avertissement

La diffusion de ce mémoire se fait dans le respect des droits de son auteur, qui a signé le formulaire *Autorisation de reproduire et de diffuser un travail de recherche de cycles supérieurs* (SDU-522 – Rév.01-2006). Cette autorisation stipule que «conformément à l'article 11 du Règlement no 8 des études de cycles supérieurs, [l'auteur] concède à l'Université du Québec à Montréal une licence non exclusive d'utilisation et de publication de la totalité ou d'une partie importante de [son] travail de recherche pour des fins pédagogiques et non commerciales. Plus précisément, [l'auteur] autorise l'Université du Québec à Montréal à reproduire, diffuser, prêter, distribuer ou vendre des copies de [son] travail de recherche à des fins non commerciales sur quelque support que ce soit, y compris l'Internet. Cette licence et cette autorisation n'entraînent pas une renonciation de [la] part [de l'auteur] à [ses] droits moraux ni à [ses] droits de propriété intellectuelle. Sauf entente contraire, [l'auteur] conserve la liberté de diffuser et de commercialiser ou non ce travail dont [il] possède un exemplaire.»

## AVANT-PROPOS

Ce mémoire est constitué de deux chapitres sous la forme d'articles scientifiques rédigés en français. J'ai mené l'ensemble des étapes de la réalisation de ce projet, de la récolte des données à la rédaction finale, sous la supervision de mon directeur, le professeur Pierre Drapeau. Mon projet de maîtrise s'intègre à un projet plus vaste portant sur l'écologie des oiseaux utilisateurs d'arbres à cavités en forêt boréale. L'établissement de la majorité des placettes d'échantillonnage s'est donc fait avant mon implication dans le projet. En 2010, j'ai toutefois enrichi mon échantillonnage de quatre nouvelles placettes. Mon directeur est coauteur de mes chapitres. Les articles ne sont pas encore publiés, mais seront traduits en anglais et soumis ultérieurement dans les périodiques *Forest Ecology and Management* et *Biological Conservation*.

La réalisation de ce projet de maîtrise s'est faite à force de discipline, de curiosité, de réflexion et avec une certaine dose de dévouement. Toutefois, outre moi-même, plusieurs personnes ont contribué activement à sa réalisation. Je désire remercier chacune de ces personnes de façon sincère, en débutant par mon directeur de recherche. Je remercie Pierre Drapeau, tout d'abord pour son humanisme et tout autant pour son authenticité et son dévouement à la science. Il est pour moi une source d'échanges et de visions empreinte d'une justesse ébouriffante. Merci Pierre pour tout ce que tu as fait pour moi. Je remercie Réjean Deschênes, un technicien de la faune expérimenté, une force de la nature sauvage, mais surtout un ami avec qui j'ai passé trois étés de terrain inoubliables. En mon nom personnel et au nom de Réjean, j'en profite aussi pour remercier les balcons de chalets. Si les perrons d'églises sont les lieux de rassemblement durant l'hiver, ce sont les balcons de chalet qui permettent de refaire un monde meilleur durant l'été. Merci Réjean.

Merci à ma blonde qui, à sa manière, a été une source constante d'inspiration. À sa manière d'être émerveillée et un peu jalouse de mes études, de mes lectures et de mes découvertes. À sa manière un peu triste, mais compréhensive de me voir encore partir dans le bois. À sa manière d'avoir enduré mes longues absences

estivales. À sa manière de toujours être présente. Merci Martine, je t'aime gros comme...

Merci à toute ma famille qui constitue sans l'ombre d'un doute mon auditoire le plus enthousiaste lorsque je parle de la faune et des oiseaux. Ma mère fut d'ailleurs la première à se vanter d'avoir un fils qui plante des arbres et qui maintenant... court après des ti-oiseaux. Avec beaucoup d'amour, merci à vous. Merci particulièrement à toi Papa qui, du haut de ton perchoir étoilé, a su chasser silencieusement les mauvaises pensées et m'aiguillonner sur les meilleurs chemins à prendre. La beauté existe en toute chose, et c'est beaucoup grâce à toi que mes yeux se sont habitués à les regarder. Armé de tes vieilles jumelles Bestmade® et de ton Peterson 1947, c'est toi qui m'as ouvert au monde fabuleux des oiseaux. Merci Papa.

Du fond du cœur, un merci sincère à tous ceux qui ont participé à l'échantillonnage sur le terrain. Certaines données que j'ai utilisées proviennent de quatre étés de terrain. Des étés, quoiqu'extrêmement enrichissants au niveau personnel et professionnel, furent aussi très intenses. C'est pourquoi je tiens à remercier toutes les personnes qui ont travaillé à ce terrain pendant les quatre années : Christine Allen, Julien Arsenault Hétu, Carole Besson, Rachel Brien-Lavergne, Raphaël Dubé, Arianne Dumas, Céline Héquet, Jean-Simon Houle, Don-Jean Léandri-Breton, Stéphanie Morin, Carl Paquin, Catherine Proulx, Brenda Salmon Rivera, Émile Samson-Brais et Elizabeth Turcotte.

Merci au personnel professionnel du Centre d'étude de la forêt et à certains chercheurs qui m'ont appuyé et stimulé à différentes étapes de ma recherche. Merci à toi Mélanie Desrochers, merci Luc Lauzon, merci Alain Leduc, merci Daniel Lesieur et merci Marc Mazerolle. Évoluer pendant deux ans dans un laboratoire de recherche permet également de tisser des amitiés authentiques et de partager des idées et des compétences. Un gros merci à mes amis du labo Drapeau. Merci Maxime Allard, merci Philippe Cadieux, merci Tyler Dean Rudolph, merci Delphine



Favorel, merci Ugo Ouellet-Lapointe, merci Geneviève Potvin et merci Michel St-Germain.

Je remercie le Centre d'étude de la forêt, le laboratoire du Dr. Pierre Drapeau, le Fond québécois de la recherche sur la nature et les technologies ainsi que le Conseil de recherches en sciences naturelles et en génie du Canada pour leur soutien financier. Enfin, je désire m'excuser pour l'usure que j'ai causée à l'asphalte du Jardin Réjean-Fortin qui fut pour moi un lieu de réflexion piétonnier et d'éclairement spontané.



## TABLE DES MATIÈRES

AVANT-PROPOS .....	iii
TABLE DES MATIÈRES .....	vii
LISTE DES FIGURES .....	xi
LISTE DES TABLEAUX .....	viii
LISTE DES ABRÉVIATIONS, SIGLES ET ACRONYMES .....	xv
RÉSUMÉ .....	xvii
INTRODUCTION .....	1
Mise en contexte de l'étude .....	1
Dynamique des parcelles d'habitat résiduel linéaire.....	2
Le piège écologique.....	4
L'effet de bordure.....	4
La qualité de l'habitat : quelle est-elle et comment l'évaluer ? .....	5
Le Pic maculé .....	6
Importance dans l'écosystème: une espèce clé ou une espèce dominante? .....	6
Traits d'histoire de vie .....	7
Types d'habitat.....	8
Substrats de nidification .....	10
Alimentation en sève .....	11
Alimentation en arthropodes.....	13
Les objectifs de l'étude .....	15
CHAPITRE I	
DISPONIBILITÉ ET UTILISATION DES ARBRES DE NIDIFICATION ET D'ALIMENTATION DU PIC MACULÉ (SPHYRAPICUS VARIUS) DANS LES PARCELLES DE FORÊTS RÉSIDUELLES D'UN PAYSAGE AMÉNAGÉ EN FORÊT BORÉALE MIXTE DE L'EST DU CANADA.....	17
1.1 Résumé .....	19
1.2 Introduction .....	21
1.3 Méthodes.....	25
1.3.1 Aire d'étude .....	25
1.3.2 Les deux types de paysages .....	26

1.3.3 Détection des cavités actives .....	27
1.3.4 Inventaires de la végétation .....	28
1.3.5 Analyses statistiques .....	32
1.4 Résultats .....	38
1.4.1 Arbres de nidification .....	38
1.4.2 Arbres à sève .....	40
1.5 Discussion .....	41
1.5.1 Arbres de nidification .....	41
1.5.2 Arbres à sève .....	49
1.5.3 Autres facteurs .....	51
1.6 Figures.....	53
1.7 Tableaux.....	61
CHAPITRE II	
REPRODUCTION ET ALIMENTATION DU PIC MACULÉ (SPHYRAPICUS VARIUS) DANS LES PARCELLES DE FORÊT RÉSIDUELLE D'UN PAYSAGE AMÉNAGÉ EN FORÊT BORÉALE MIXTE DE L'EST DU CANADA .....	
2.1 Résumé .....	67
2.2 Introduction .....	69
2.3 Méthodes.....	74
2.3.1 Aire d'étude .....	74
2.3.2 Les deux types de paysage .....	75
2.3.3 Paramètres de reproduction .....	76
2.3.4 Pression de prédation des nids .....	78
2.3.5 Fréquence d'alimentation et grosseur des bols alimentaires.....	78
2.3.6 Utilisation spatiale autour du nid pour la recherche de nourriture .....	79
2.3.7 Analyses statistiques .....	80
2.4 Résultats.....	85
2.4.1 Paramètres de reproduction .....	85
2.4.2 Pression de prédation des nids .....	85
2.4.3 Fréquence d'alimentation et grosseur des bols alimentaires.....	86
2.4.4 Utilisation spatiale autour du nid pour la recherche de nourriture .....	86

2.5 Discussion .....	87
2.5.1 Paramètres de reproduction .....	87
2.5.2 Pression de prédation des nids .....	91
2.5.3 Fréquence d'alimentation et grosseur des bols alimentaires .....	92
2.5.4 Utilisation spatiale autour du nid pour la recherche de nourriture .....	95
2.6 Figures.....	99
2.7 Tableaux.....	103
CONCLUSION GÉNÉRALE .....	107
Importance et limite des parcelles d'habitat résiduel pour le maintien des populations de Pic maculé .....	107
Limites de l'étude et travaux futurs .....	110
RÉFÉRENCES .....	113



## LISTE DES FIGURES

Figure	Page
1.1 Localisation de la Forêt d'enseignement et de recherche du lac Duparquet (FERLD). ....	53
1.2 Localisation des 12 placettes résiduelles du paysage aménagé (AM) et des 4 placettes de la forêt du paysage naturel (NAT).....	54
1.3 Vue satellitaire de la disposition des 12 placettes résiduelles du paysage aménagé (AM). ....	55
1.4 Vue satellitaire de la disposition des 4 placettes de la forêt du paysage naturel (NAT). ....	55
1.5 Exemple de transect et de quadrat systématique d'inventaire végétal dans les placettes du paysage aménagé (AM) et du paysage naturel (NAT).....	56
1.6 Nombre d'arbres potentiels de nidification (i.e. peuplier faux-tremble de stade de dégradation 1 ou 2 (voir Tableau 1.2), dhp $\geq$ 20 cm, avec ou sans la présence de sporophores du polypore du tremble) par quadrat systématique (0,04 ha) selon différents types de paysages et de types de parcelle résiduelle du paysage aménagé. Les types de paysage sont : 1) parcelles résiduelles linéaires du paysage aménagé (AM), 2) parcelles résiduelles linéaires présentes dans le reste du territoire aménagé (AM2), et 3) forêt soumise à des perturbations naturelles (NAT). Les types de parcelle résiduelle du paysage aménagé sont : 1) les bandes riveraines (BR) et 2) les séparateurs de coupe (SC). Les valeurs de p apparaissent au-dessus des histogrammes. Les barres d'erreurs représentent les erreurs types.....	57
1.7 Nombre d'arbres potentiels de nidification (i.e. peuplier faux-tremble de stade de dégradation 1 ou 2 (voir Tableau 1.2), dhp $\geq$ 20 cm, avec ou sans la présence de sporophores du polypore du tremble) selon le type de quadrat de 0,04 ha (i.e quadrat systématique (SYST) et quadrat de nidification (NIDIF)) dans le paysage aménagé (AM) et dans le paysage naturel (NAT). Les valeurs de p apparaissent au-dessus des histogrammes. Les barres d'erreurs représentent les erreurs types. ....	58



1.8 Comparaison du pourcentage d'arbres potentiels de nidification (i.e. peuplier faux-tremble, dhp $\geq 20$ cm) qui sont tombés au sol dans les bandes riveraines (BR) et les séparateurs de coupe (SC) du paysage aménagé, selon les causes de chutes : 1) Toutes : toutes les causes, 2) Castor : à cause du castor, et 3) Autres : autres causes (vent, coupe partielle industrielle ou coupe opportuniste par la population locale). Les valeurs de p apparaissent au-dessus des histogrammes. Les barres d'erreurs représentent les erreurs types.....	59
1.9 Comparaison du nombre d'arbres utilisés comme arbre à sève selon trois catégories d'essence : 1) bouleau à papier, 2) sapin baumier et 3) autres conifères (épinette blanche, épinette noire et pin gris), entre le paysage aménagé (AM) et le paysage naturel (NAT). Notons que la plus grande proportion de l'essence dans les quadrats explique sa plus grande utilisation en ce qui concerne le bouleau à papier ( $\beta=3,29$ ; p-value $<0,0001$ ) et le sapin baumier ( $\beta=3,99$ ; p-value $<0,0001$ ). De plus, dans le cas du bouleau à papier et du sapin baumier, la variable <i>proportion de l'essence</i> est fortement corrélée ( $>0,850$ ) à l'interaction <i>proportion de l'essence : type de paysage</i> . Les valeurs de p apparaissent au-dessus des histogrammes. Les barres d'erreurs représentent les erreurs types.....	60
2.1 Localisation de la Forêt d'enseignement et de recherche du lac Duparquet (FERLD).....	99
2.2 Localisation des 12 placettes résiduelles du paysage aménagé (AM) et des 4 placettes de la forêt du paysage naturel (NAT).....	100
2.3 Exemple de transect et de quadrat systématique d'inventaire végétal dans les placettes du paysage aménagé (AM) et du paysage naturel (NAT).....	101
2.4 Comparaison des fréquences de nourrissage entre les parcelles résiduelles du paysage aménagé (AM) et la forêt du paysage naturel (NAT). Les valeurs de p apparaissent au-dessus des histogrammes. Les barres d'erreurs représentent les erreurs types.....	102

## LISTE DES TABLEAUX

Tableau	Page
1.1 Type de parcelle résiduelle linéaire, superficie et nombre de nids actifs du Pic maculé, trouvés entre 2008 et 2011, dans chacune des placettes du paysage aménagé (AM) et du paysage naturel (NAT). Les types de parcelle résiduelle sont : séparateur de coupe (SC) ou bande riveraine (BR) .....	61
1.2 Stades de dégradation des arbres .....	62
1.3 Nombre d'arbres à sève (avec leur dhp moyen) selon l'essence végétale, utilisés par 9 couples de Pic maculé dans le paysage aménagé (AM) et par 14 couples dans le paysage naturel (NAT) .....	62
1.4 Densité (nids/ha) et distance (m) des nids les plus proches entre le paysage aménagé (AM) et le paysage naturel (NAT).....	63
1.5 Nombre de cavités présentent sur les arbres de nidification du Pic maculé et l'âge des cavités actives (récentes ou anciennes) entre le paysage aménagé (AM) et le paysage naturel (NAT) .....	63
2.1 Type de parcelle résiduelle linéaire, superficie et nombre de nids actifs du Pic maculé, trouvés entre 2008 et 2011, dans chacune des placettes du paysage aménagé (AM) et du paysage naturel (NAT). Les types de parcelle résiduelle sont : séparateur de coupe (SC) ou bande riveraine (BR) .....	103
2.2 Comparaison des différents paramètres de l'activité reproductrice du Pic maculé entre les parcelles résiduelles du paysage aménagé (AM) et la forêt du paysage naturel (NAT) pour les années 2008 à 2011 .....	104
2.3 Utilisation spatiale, par les adultes en quête de nourriture, autour de 11 nids de Pic maculé situés dans les parcelles résiduelles du paysage aménagé (AM) .....	105
2.4 Utilisation spatiale, par les adultes en quête de nourriture, autour de 10 nids de Pic maculé situés dans la forêt du paysage naturel (NAT).....	106



## LISTE DES ABRÉVIATIONS, SIGLES ET ACRONYMES

AM	Paysage aménagé
AM2	Paysage aménagé représentatif de l'ensemble du territoire
BR	Bande riveraine
dhp	Diamètre à hauteur de poitrine
ha	Hectare
NAT	Paysage naturel
SC	Séparateur de coupe



## RÉSUMÉ

Dans plusieurs écosystèmes, les pics sont considérés comme des espèces clés. Cette désignation provient principalement de leur capacité à excaver des cavités qui seront ensuite disponibles pour plusieurs animaux cavicoles incapables de creuser leur propre cavité. De plus, leur sensibilité à la perte d'attributs forestiers, comme le bois mort et les arbres de gros diamètre, en font de bons bio-indicateurs de la qualité de l'habitat et de la biodiversité. Dans notre aire d'étude, le Pic maculé (*Sphyrapicus varius*) représente l'excavateur fournissant le plus grand nombre de cavités et les utilisateurs secondaires de petite taille sont grandement liés à la disponibilité des cavités créées par cette espèce. La sensibilité du Pic maculé à la perte de substrats de nidification, la perte de forêt mature et la fragmentation ont déjà été relevées dans la littérature scientifique.

La présente étude a donc pour but d'évaluer la qualité des parcelles résiduelles linéaires de forêt mature qui ont été épargnées par la coupe forestière, pour les besoins écologiques du Pic maculé. Cette étude s'inscrit dans une évaluation de l'importance du maintien de ces parcelles résiduelles de forêts âgées (> 80 ans) alors que la réglementation québécoise ne garantit pas leur protection à long terme.

Le premier chapitre compare la disponibilité et l'utilisation des substrats de nidification et d'alimentation du Pic maculé entre les parcelles de forêts âgées d'un paysage aménagé par la coupe et la forêt âgée d'un paysage sous régime de perturbations naturelles. Les données proviennent essentiellement d'un inventaire des arbres de 10 cm et plus de diamètre à hauteur de poitrine (dhp) dans des quadrats de 0,04 hectare (ha). Ces quadrats ont été disposés de façon systématique dans les sites des deux paysages, mais également autour d'arbres de nidification actifs. Les analyses montrent que la densité de substrats de nidification est similaire entre les deux types de paysages. Par contre, les parcelles résiduelles du paysage aménagé sont les hôtes d'une plus forte infection par un champignon (*Phellinus tremulae*) qui facilite l'excavation des substrats par le Pic maculé. De plus, les peupliers faux-tremble (*Populus tremuloides*) de gros diamètres sont davantage présents dans les quadrats situés autour des substrats de nidification que dans les quadrats systématiques situés dans les sites d'étude et ce, pour les deux types de paysages. Enfin, le Pic maculé utilise davantage le sapin baumier (*Abies balsamea*), l'aulne rugueux (*Alnus rugosa*) et les saules (*Salix sp.*) comme substrats d'alimentation dans le paysage aménagé.

Le deuxième chapitre évalue dans les mêmes paysages la qualité de l'habitat au moyen de mesures directes portant sur les paramètres de l'activité reproductrice et de l'activité d'alimentation du Pic maculé pendant la saison de reproduction. Ces données ont été recueillies en effectuant, pendant quatre étés, le suivi de nids actifs à l'aide d'une caméra fixée à une pôle télescopique. Nous avons également effectué des suivis du comportement d'alimentation des oisillons par les adultes à l'aide d'un télescope et d'une caméra. Ces suivis nous ont permis de comparer la fréquence à

laquelle les adultes nourrissent les jeunes et la grosseur des bols alimentaires qu'ils rapportent au nid. Nous avons également fait le suivi des trajectoires utilisées par les adultes lorsqu'ils recherchent la nourriture dans le milieu. Les résultats montrent que 1) le succès reproducteur, 2) la fréquence d'alimentation des jeunes, 3) la grosseur des bols alimentaires rapportés aux jeunes ainsi que 4) les patrons de déplacement des adultes pour rechercher la nourriture, sont tous similaires entre les deux types de paysages.

Dans l'ensemble, les forêts résiduelles dans le territoire aménagé représentent un habitat de bonne qualité pour répondre aux besoins écologiques du Pic maculé, notamment par leur disponibilité en substrats d'alimentation et de nidification. De plus, cette étude suggère que l'activité reproductrice du Pic maculé dans les forêts résiduelles du paysage aménagé peut contribuer au maintien de populations locales dans cet environnement. Elle indique également par la productivité élevée qui y est observée, que les forêts résiduelles des paysages aménagés ne sont pas des habitats « fuites » (Pulliam, 1988) pour le Pic maculé, mais qu'au contraire ils peuvent contribuer de manière positive au maintien de populations locales de cette espèce dans notre secteur d'étude. Enfin, cette étude montre que le rôle fonctionnel du Pic maculé quant à sa capacité à creuser des cavités utilisables par d'autres espèces est maintenu dans les forêts âgées résiduelles de paysages aménagés.

**Mots-clés : Pic maculé, qualité d'habitat, succès de reproduction, alimentation, parcelle résiduelle de forêt âgée, paysage aménagé, forêt boréale mixte, aménagement forestier.**



## INTRODUCTION

«An animal's habitat is defined by the resources and conditions present in an area that determine its use by the species (Hall *et al.* 1997). However, there is no reason for these resources and conditions to be equally distributed in space and it is likely that some of them may actually extend their presence to areas that are beyond the species 'habitat' (i.e., the area where the key resources co-occur). On the other hand, some of these resources may not co-occur at all and the species will meet different needs using different areas (Block and Brennan 1993).»

Estades (2001)

### Mise en contexte de l'étude

Les pratiques forestières modernes changent le couvert forestier boréal à court et à long terme (Hobson et Schieck, 1999) et peuvent ainsi engendrer des perturbations majeures dans cet écosystème (Östlund *et al.*, 1997 ; Imbeau, 2001). Entre autres effets documentés, notons la perte nette d'habitat (Pimm *et al.*, 1995 ; Fahrig, 2001 ; Betts et Villard, 2009 ; Drapeau *et al.*, 2009), le morcellement de l'habitat (Drapeau *et al.*, 2000 ; Fahrig, 2003 ; Stratford et Robinson, 2005 ; Moore *et al.*, 2008), le rajeunissement de la mosaïque forestière (Bergeron et Drapeau, 2001 ; Drapeau *et al.*, 2003), et la simplification structurelle (Drapeau *et al.*, 2000). Ces effets diffèrent selon l'échelle spatiale et les espèces considérées (e.g. Potvin *et al.*, 1999). Les scientifiques s'efforcent donc de mieux comprendre les effets de ces changements, afin d'offrir aux gestionnaires des méthodes d'aménagement forestier capables de rétablir et/ou de maintenir les conditions favorables aux différentes espèces animales.

Dans certaines régions d'Europe, l'aménagement intensif de la forêt boréale a provoqué le déclin ou l'extinction de plusieurs espèces de pics (Angelstam et Mikusinski, 1994). Or, les pics sont souvent considérés comme des espèces clés, particulièrement parce qu'ils rendent disponibles des cavités à d'autres utilisateurs

incapables d'excaver leurs propres cavités de nidification (Martin et Eadie, 1999 ; Nappi et Drapeau, 2009). Des efforts considérables ont donc été consacrés dans le but de cerner les attributs forestiers favorables au maintien de leurs populations. Les caractéristiques biophysiques des sites de nidification et d'alimentation des pics, dans divers types de milieux, sont assez bien documentées (e.g. Conner et Adkisson, 1977 ; Bednarz *et al.*, 2004). Toutefois, la connaissance des caractéristiques associées au succès de reproduction est beaucoup moins développée (Sadoti et Vierling, 2010) et les informations sont rares sur la façon dont les pics utilisent leur habitat pour s'alimenter. De plus, les comportements des animaux dans un habitat donné représentent un aspect souvent étudié dans une perspective d'écologie comportementale, mais rarement abordé pour nourrir la connaissance sur la conservation des espèces (Martin, 1998). Enfin, la plupart des études portant sur l'utilisation par les pics des territoires aménagés portent sur des sites ayant subi une coupe partielle (e.g. Clarke, 2008 ; Mahon *et al.*, 2008 ; Bavrlic, 2009 ; Straus *et al.*, 2011) et très peu sur des parcelles de forêt résiduelle (e.g. les séparateurs de coupe ou les bandes riveraines) dans des territoires aménagés par la coupe totale (e.g. Cooke, 2009).

#### Dynamique des parcelles d'habitat résiduel linéaire

Au Québec, par l'instauration du *Règlement sur les Normes d'Intervention dans les forêts du domaine de l'état* (Ministère des Ressources naturelles et de la Faune, 2012), les gestionnaires sont tenus de conserver une lisière boisée (bande riveraine) d'une largeur de 20 m le long des cours d'eau à écoulement permanent ainsi qu'aux abords des chemins d'importance et des parcours de canot-camping. Les séparateurs de coupe sont, quant à eux, des structures linéaires, de largeur variable (60 m — 100 m) séparant deux aires de coupe. La réglementation actuelle prévoit la récolte des séparateurs de coupe lorsque la régénération des coupes adjacentes atteint 3 m de hauteur. Ces parcelles de forêts âgées résiduelles ne sont donc pas maintenues de façon permanente dans les territoires forestiers aménagés. Quant à la protection permanente de bandes riveraines de 20 m de part et d'autre des cours

d'eau, celle-ci n'exclut pas le prélèvement du tiers des tiges de valeur commerciale, altérant également ces peuplements résiduels.

Ces deux types de parcelles résiduelles linéaires peuvent agir comme refuges (Debinski et Holt, 2000) pour les oiseaux associés aux forêts matures et âgées lors des coupes. Ils peuvent également servir de corridors de déplacement (Machtans *et al.*, 1996 ; Schmiegelow *et al.*, 1997 ; Debinski et Holt, 2000 ; Hannon et Schmiegelow, 2002 ; Robichaud *et al.*, 2002). L'utilisation de ces parcelles résiduelles n'est cependant pas un gage de qualité. Une espèce pourrait compenser la perte d'habitat optimal en utilisant un habitat de qualité inférieure ou en surutilisant l'habitat optimal restant (Norton et Hannon, 1997). De plus, pour pallier la diminution d'une ressource, elle pourrait agrandir son domaine vital pour y inclure davantage d'habitat de qualité (Renken et Wiggers, 1989).

Dans son modèle de simulation basé sur l'individu, Estades (2001) prévoit que lorsque la nourriture et les sites de nidification sont tous deux situés exclusivement à l'intérieur des parcelles où les individus nichent, les plus grandes parcelles supporteraient une plus grande densité d'individus. Toutefois, lorsque la nourriture se trouve, en partie, à l'extérieur de la parcelle de nidification, l'avantage des plus grandes parcelles diminue. Ce patron résulterait, entre autres, de l'agrandissement de l'aire d'alimentation à l'extérieur des parcelles de nidification. Toutefois, la capacité des individus à s'adapter à de nouveaux types de nourriture pourrait influencer leur aptitude à utiliser l'environnement adjacent (Andrén, 1994). Cela dit, un consensus de plus en plus important au sein de la communauté scientifique propose que l'occupation des parcelles de nidification n'est pas seulement fonction des conditions locales de ces dernières mais également des conditions de l'environnement adjacent (Andrén, 1994 ; Estades et Temple, 1999 ; Mazerolle et Villard, 1999 ; Drapeau *et al.*, 2000).

## Le piège écologique

Bien que son concept et ses mécanismes soient empreints d'une certaine ambiguïté (Robertson et Hutto, 2006), le piège écologique pourrait être défini comme étant le choix de s'établir dans un habitat de moindre qualité engendrant une décroissance de la population (Kristan III, 2003). Dans le territoire d'intérêt, une première étude a montré que l'utilisation des parcelles de forêt résiduelle ne semblait pas affecter les pics, alors que la plupart des espèces semblent maintenir un succès de nidification et une productivité comparables à ceux observés dans la forêt d'un paysage soumis aux perturbations naturelles (Ouellet-Lapointe, 2011). Toutefois, les données portaient sur deux saisons de nidification et les effectifs de population pour certaines espèces étaient faibles.

## L'effet de bordure

L'effet de bordure consiste en l'exposition des organismes aux différentes conditions qui changent de façon abrupte au contact d'un écosystème adjacent (par exemple, une coupe totale) (Murcia, 1995). Ce phénomène pourrait, entre autres, augmenter les risques de prédation et de parasitisme par le Vacher à tête brune (*Molothrus ater*) en fonction de la distance de la bordure ou de la superficie de la parcelle résiduelle (Paton, 1994). Certaines espèces de pics semblent ainsi éviter de s'aventurer dans les milieux ouverts (Imbeau, 2001). Toutefois, des taux de prédation moins élevés dans des bandes de 20 m que dans celles de 40 m à 60 m, ont été observés chez certaines espèces d'oiseaux (Darveau *et al.*, 1997).

Les insectes dont s'alimente le Pic maculé pourraient possiblement être affectés par ce changement abrupt en raison d'un changement du microclimat (e.g. Peltonen *et al.*, 1997). Notons également que les lisières d'origine anthropique sont davantage exposées aux vents et donc, sujettes au chablis (Mascarua Lopez *et al.*, 2006). Le taux de mortalité des arbres pourrait ainsi augmenter suite à l'ouverture de la forêt



par la coupe, diminuant ainsi la qualité et la quantité des substrats de nidification pour les pics.

La qualité de l'habitat : quelle est-elle et comment l'évaluer ?

Le terme *qualité de l'habitat* est souvent utilisé de façon vague et plusieurs études l'utilisent sans toutefois le définir adéquatement (Johnson, 2007). Il en va de même pour le terme *habitat*. Hall *et al.* (1997) ont défini l'*habitat* comme étant «les ressources et les conditions présentes à un endroit qui permettent l'occupation—incluant la survie et la reproduction—d'un organisme donné». Ces mêmes auteurs considèrent la *qualité de l'habitat* comme étant «l'aptitude de l'environnement à procurer les conditions nécessaires à la persistance des individus et de la population» (Hall *et al.*, 1997). Dans le cas qui nous occupe, il importe ici de discerner la persistance des individus de celle de la population. Par exemple, un habitat « A » possédant peu de ressources mais de haute qualité pourrait avoir un taux de croissance intrinsèque plus fort qu'un habitat « B » possédant beaucoup de ressources, mais de moindre qualité. L'habitat « B » pourrait toutefois offrir une capacité de support (K) plus élevée. Or, à l'échelle de la population, c'est l'habitat « B » qui supporterait une plus forte persistance de la population locale, même si l'activité reproductrice individuelle est plus élevée dans l'habitat « A » (Johnson, 2007). D'autre part, la qualité d'un territoire peut faire intervenir la juxtaposition de plusieurs parcelles d'habitat (Johnson, 2007). Ainsi, il est possible qu'une bonne activité reproductrice des pics dans des parcelles résiduelles soit liée à la présence d'autres parcelles d'habitat adjacentes.

Dans sa revue de littérature sur le sujet, Johnson (2007) a identifié cinq façons d'évaluer la qualité de l'habitat : 1) les mesures directes d'attributs de l'habitat (i.e. ressources), 2) les mesures démographiques (e.g. densité, abondance, reproduction de l'espèce concernée), 3) les mesures de distribution (e.g. sélection d'habitat, occupation, patron d'arrivée et de départ, âge), 4) les mesures des conditions des individus (i.e. morphologie et physiologie) et 5) les mesures des comportements

(e.g. alimentation). Pour la mesure d'attributs de l'habitat, il est important de connaître *a priori* les ressources nécessaires à la survie et à la reproduction de l'espèce étudiée, mais également de considérer les contraintes possibles à l'utilisation de ces ressources (e.g. la prédation, la compétition inter- ou intra-spécifique). Pour évaluer la qualité de l'habitat, Johnson (2007) conclut que l'accent devrait porter sur les mesures démographiques. Toutefois, il suggère de mesurer, conjointement, plusieurs paramètres (Johnson, 2007). Par ailleurs, la densité des populations représente parfois une mesure démographique erronée de la qualité d'un habitat (Van Horne, 1983 ; Vickery *et al.*, 1992 ; Nappi et Drapeau, 2009). Les données sur l'activité reproductrice et la survie deviennent alors importantes, même si celles-ci requièrent souvent un effort d'échantillonnage plus intensif (Johnson, 2007). En ce qui concerne les mesures associées à la distribution des espèces, leur principale faiblesse réside dans la probabilité que l'animal choisisse une parcelle de moindre qualité en évitant la parcelle plus riche, ce qui peut conduire à une interprétation erronée de la qualité de l'habitat (Johnson, 2007). Enfin, l'évaluation de la qualité de l'habitat au moyen de mesures de la condition physique des individus sont problématiques pour les espèces difficiles à capturer ou qui utilisent l'habitat seulement pour une courte période (e.g. espèce migratrice) (Johnson, 2007), ce qui est le cas dans notre étude.

## Le Pic maculé

### *Importance dans l'écosystème: une espèce clé ou une espèce dominante?*

Une espèce clé peut être définie comme étant une espèce dont l'influence sur la structure de la communauté est démesurée par rapport à son abondance (Power *et al.*, 1996). C'est le cas des pics qui creusent des cavités, qui peuvent ensuite être utilisées par un nombre élevé d'autres espèces (Martin et Eadie, 1999 ; Drapeau *et al.*, 2009). Le plus souvent, un ou deux excavateurs primaires fournissent la quasi-totalité des cavités pour la nidification des utilisateurs secondaires (Bednarz *et al.*, 2004 ; Martin *et al.*, 2004 ; Cooke, 2009). Le Pic maculé est ainsi souvent

identifié comme étant plutôt une espèce dominante. C'est-à-dire que son importance provient surtout de la quantité de cavités qu'il produit (Cooke, 2009 ; Cadieux, 2012). Dans notre aire d'étude, le Pic maculé représente d'ailleurs l'espèce de pic la plus abondante (Ouellet-Lapointe, 2011 ; Cadieux, 2012), et constitue l'excavateur fournissant le plus grand nombre de cavités (Cadieux, 2012). De plus, les utilisateurs secondaires de petite taille, comme le Grand polatouche (*Glaucomys sabrinus*) et l'Écureuil roux (*Tamiasciurus hudsonicus*), peuvent grandement profiter de la disponibilité des cavités de cette espèce (Cadieux, 2012).

En plus de rendre disponibles des cavités, les puits de sève qui sont forés par le Pic maculé pour son alimentation favorisent également l'alimentation d'autres espèces d'oiseaux et de mammifères. Foster et Tate (1966) ont identifié 20 familles d'insectes associées aux puits de sève du Pic maculé. Rissler *et al.* (1995) suggèrent que la présence de ces puits influencerait grandement la structure de la communauté d'insectes. Les puits de sève attireraient également jusqu'à 35 espèces d'oiseaux et 6 espèces de mammifères (Foster et Tate, 1966). D'autre part, tout comme les autres pics, le Pic maculé pourrait faciliter la dispersion des champignons par ses activités d'excavation et d'alimentation (Jackson et Jackson, 2004). De cette façon, les pics pourraient faciliter l'excavation des substrats en inoculant involontairement des champignons, créant ainsi une boucle de rétroaction positive (Bednarz *et al.*, 2004).

#### *Traits d'histoire de vie*

Au Québec, le Pic maculé est un oiseau nicheur migrateur. Il arrive vers la fin mars et les mâles précèdent les femelles d'environ une semaine (Gauthier et Aubry, 1995). Il pond entre 3 et 7 œufs, à raison d'un œuf par jour et l'incubation, assumée par les deux sexes, dure entre 11 et 13 jours. Nourris également par les deux parents, les jeunes seront prêts à s'envoler après un séjour de 23 à 29 jours dans la cavité de nidification (Gauthier et Aubry, 1995 ; Walters *et al.*, 2002).



### *Types d'habitat*

Le domaine vital du Pic maculé couvre entre 0.7 et 4 ha (Walters *et al.*, 2002 ; Warren *et al.*, 2005). Selon le type d'habitat, la densité de population du Pic maculé atteint entre 0,23 et 0,60 mâle territorial/ha (Gauthier et Aubry, 1995). Dans notre territoire de recherche, une étude précédente a établi la densité à 0,20 nid/ha dans la forêt naturelle et à 0,40 nid/ha dans la forêt résiduelle linéaire (Ouellet-Lapointe, 2011).

Le Pic maculé est associé aux forêts matures décidues et mixtes (Eberhardt, 2000 ; Savignac et Machtans, 2006) et il préférerait les forêts dont les arbres atteignent de grandes dimensions (Warren *et al.*, 2005). Dans l'Ouest canadien, les feuillus intolérants ont été identifiés comme étant des arbres de reproduction de haute qualité et les peuplements matures comportent des densités de nids et de substrats d'alimentation plus élevées que les peuplements immatures décidus (Savignac et Machtans, 2006). Les auteurs de cette étude remarquent d'ailleurs que, dans les forêts boréales mixtes du nord-ouest du Canada, le Pic maculé n'utilise pas les forêts de moins de 60 ans et qu'il est rarement détecté dans les forêts de moins de 90 ans (Savignac et Machtans, 2006).

Dans les forêts aménagées, il sélectionnerait des territoires où les blocs résiduels sont relativement grands (Hannon et Song, 2008). Dans son étude sur des aménagements de coupe en mosaïque dans l'écozone des plaines boréales, Cooke (2009) observe que le Pic maculé préférerait les blocs forestiers plus grands que 5 ha et composés de peuplements matures. De plus, les coupes en mosaïque conserveraient davantage d'habitat préférentiel pour le Pic maculé que n'importe quelle autre stratégie de coupe de rétention étudiée. Malgré tout, les paysages intacts sous régime naturel de perturbations tendraient à offrir une plus grande occurrence et abondance de cette espèce que les paysages aménagés (Cooke, 2009). Dans de son étude sur les bandes riveraines, Clarke (2008) a remarqué qu'à l'échelle locale, le Pic maculé utilisait les sites avec des arbres décidus de plus petit

diamètre, mais contenant une plus grande densité de gros peupliers faux-trembles. À l'échelle du territoire, les sites avec une plus grande proportion de zones humides étaient davantage utilisés, tandis que les sites avec une plus grande proportion de forêts de conifères étaient moins utilisées (Clarke, 2008). D'autre part, Straus *et al.* (2011) ont noté que le Pic maculé apparaissait grandement sensible à l'intensité des coupes partielles et était absent des sites comportant une coupe très intensive. Toutefois, Mahon *et al.* (2008) ont noté une plus grande abondance du Pic à poitrine rouge (*Sphyrapicus ruber*), une espèce apparentée au Pic maculé, dans les coupes totales et les coupes partielles intensives que dans les coupes partielles moins intensives.

D'autre part, la sélection du site de nidification serait influencée par la végétation adjacente aux sites (e.g. Conway et Martin, 1993 ; Adkins Giese et Cuthbert, 2003). Warren *et al.* (2005) ont d'ailleurs observé, dans leur étude sur la coupe avec rétention, que l'occurrence du Pic maculé pouvait s'expliquer seulement par des variables d'habitat mesurées à l'échelle locale. Plus particulièrement, leur modèle montrait une relation positive entre l'utilisation du site de nidification et le nombre de gros feuillus et de gros chicots. Dans notre aire d'étude, il a été observé que la productivité et le succès de nidification étaient également influencés par la structure végétale à l'échelle du site de nidification. Plus précisément, l'augmentation des taux de mortalité des jeunes était reliée à la réduction de la grosseur des arbres décidus (Ouellet-Lapointe, 2011). Adkins Giese et Cuthbert (2003) ont toutefois montré que l'arbre de nidification lui-même avait une plus forte influence que la végétation immédiate dans la sélection du site de nidification.

Les pics nourrissent les jeunes en recherchant la nourriture dans l'habitat pour revenir nourrir les jeunes au nid. Il s'agit typiquement d'une quête de nourriture avec retour à un point central (Orians et Pearson, 1979). Dans un tel cas, la forme optimale du territoire de recherche de nourriture serait circulaire autour du nid (Pyke *et al.*, 1977 ; Orians et Pearson, 1979). La forme linéaire des parcelles de forêt résiduelle et la présence d'un milieu ouvert, adjacent aux parcelles de nidification,

pourraient alors défavoriser la quête alimentaire, à moins que le milieu ouvert adjacent soit intégré à l'environnement où l'oiseau recherche sa nourriture.

Il existe très peu d'information sur l'utilisation des milieux ouverts chez le Pic maculé. Dans les plaines boréales de l'Alberta, Robichaud *et al.* (2002) ont toutefois rapporté des déplacements du Pic maculé (adultes et juvéniles) dans un parterre en régénération durant quatre années suivant une coupe totale. Des activités d'alimentation dans des coupes totales ont également déjà été observées chez le Pic chevelu (*Picoides villosus*) (Ripper *et al.*, 2007). Le Pic à ventre roux (*Melanerpes carolinus*) utiliserait aussi les troués des paysages agricoles à une distance médiane de 200 m des zones forestières (Grubb et Doherty, 1999). Toutefois, Gagné *et al.* (2007) ont remarqué que les substrats d'alimentation du Pic à dos rayé (*Picoides tridactylus*) étaient sous-utilisés dans les premiers 40 m des bordures et que l'espèce semblait éviter ces bordures. Imbeau et Desrochers (2002a) n'avaient cependant pas montré de comportement d'évitement des bordures chez cette même espèce. Toutefois, le Pic à dos rayé se déplacerait et s'alimenterait presque exclusivement à l'intérieur des forêts résiduelles et éviterait les parterres de coupe (Holt, 1997 ; Imbeau et Desrochers, 2002a).

#### *Substrats de nidification*

En forêt boréale mixte, les cavités du Pic maculé se retrouvent principalement dans le peuplier faux-tremble, généralement vivant mais en sénescence, avec une forte incidence d'infection par le polypore du tremble (*Phellinus tremulae*) (Savignac et Machtans, 2006 ; Cooke, 2009 ; Cadieux, 2012). En effet, la cavité est habituellement creusée dans un arbre dont l'aubier est relativement dur, mais dont le cœur est plus mou dû à l'infection par le champignon. Ces attributs combinés offrent probablement une protection accrue contre les prédateurs tout en facilitant l'excavation dans la partie plus molle (Losin *et al.*, 2006 ; Savignac et Machtans, 2006). Le dhp moyen des arbres de nidification varie entre 34,4 cm (Cooke, 2009) et

39,2 cm (Ouellet-Lapointe, 2011). En forêt boréale mixte de l'ouest du Québec, la hauteur moyenne des cavités est de 11,85 m (Ouellet-Lapointe, 2011).

Bavrilc (2009) avait noté un chevauchement élevé entre le Pic chevelu et le Pic maculé en ce qui concerne les caractéristiques de l'arbre de nidification et du microhabitat du nid. Cette situation pourrait potentiellement favoriser une compétition entre ces deux espèces. Kilham (1971) avait d'ailleurs identifié cette possible compétition. Celle-ci pourrait être d'autant plus intense dans un contexte de carence en substrat de nidification, sachant que le Pic chevelu est une espèce résidente et qu'il possède ainsi un avantage temporel pour le choix des sites au printemps.

#### *Alimentation en sève*

Le Pic maculé se nourrit de la sève en créant des rangées horizontales de petits trous rectangulaires qu'il perce dans l'écorce d'environ 1000 espèces végétales (McAtee, 1911 ; Tate, 1973 ; Eberhardt, 2000 ; Savignac et Machtans, 2006). Contrairement à d'autres espèces de pics, le Pic maculé est donc reconnu pour son utilisation de substrats vivants (Nappi, 2009). Durant la période de nidification, les adultes comptent d'ailleurs sur l'apport en sève comme élément énergétique alors qu'ils nourrissent les jeunes avec des arthropodes (Lawrence, 1967 ; Tate, 1973 ; Eberhardt, 2000). Ceux-ci peuvent, en partie, être attirés et capturés dans ces mêmes puits de sève (Walters *et al.*, 2002). De plus, les adultes trempent souvent les arthropodes dans la sève avant de les apporter aux oisillons, probablement pour augmenter l'apport énergétique des bols alimentaires (Kilham, 1962 ; Walters *et al.*, 2002). Les adultes pourraient également nourrir les jeunes directement avec de la sève, spécialement lors des périodes froides où les arthropodes sont inactifs (Lawrence, 1967 ; Tate, 1973).

Le Pic maculé défend activement ses puits de sève contre les autres oiseaux, incluant ses congénères (Walters *et al.*, 2002). En ce sens, il apparaît avantageux pour l'animal de construire des puits de sève le plus près possible du nid. Il n'est



toutefois pas clair que la distance du nid représente une variable prédominante dans le choix des arbres à sève (Eberhardt, 2000 ; Tozer, 2010).

Il existe deux types de puits de sève. Tôt au printemps, alors que la sève monte, il creuse les puits de sève dans le xylème des arbres. Plus tard, alors qu'il est en période de couvaison et d'élevage des jeunes, il construit plutôt les puits dans le phloème, alors que la sève redescend (Tate, 1973 ; Tozer, 2010).

Le Pic maculé serait très généraliste dans son choix d'arbres à sève, mais pourrait être influencé par l'épaisseur et la complexité de l'écorce (Speights, 2007). De plus, la dégradation des arbres choisis diffère grandement selon les études. Certains auteurs observent qu'il utilise davantage des substrats sains (Erdmann et Oberg, 1974 ; Savignac et Machtans, 2006 ; Speights, 2007 ; Nappi, 2009), tandis que d'autres notent plutôt qu'il s'alimente sur des arbres en mauvaise santé ou endommagés (Kilham, 1964 ; Lawrence, 1967 ; Eberhardt, 2000).

Le choix dans le taux de dégradation des arbres pourrait toutefois se faire selon qu'il utilise la sève du xylème ou du phloème. Ainsi, les arbres dont la santé est en déclin pourraient procurer une sève du phloème de qualité supérieure en protéine et/ou en sucrose et fournir un débit d'écoulement supérieur (Kilham, 1964 ; Eberhardt, 2000). Le Pic maculé semble néanmoins avoir une préférence pour les espèces végétales offrant une plus forte concentration de sucrose que les espèces offrant un meilleur débit d'écoulement (Eberhardt, 1994).

De plus, le volume et la qualité de la sève dépendent aussi de l'espèce d'arbre et du taux quotidien de transpiration et de photosynthèse (Foster et Tate, 1966). Les caractéristiques de la sève peuvent alors varier de façon importante d'une espèce d'arbre à l'autre (Kilham, 1964 ; Tate, 1973 ; Eberhardt, 1994) et d'un milieu à l'autre. Enfin, l'écoulement de la sève débute plus tôt au printemps chez les conifères que chez les feuillus (Tate, 1973). Le Pic maculé pourrait donc utiliser davantage les conifères tôt au printemps (Kilham, 1964 ; Tate, 1973).

### *Alimentation en arthropodes*

Il est bien connu que l'apport énergétique du Pic maculé dépend grandement de la sève qu'il boit. Toutefois, l'alimentation en arthropodes jouerait également un rôle primordial. À son arrivée de migration, il se nourrirait d'ailleurs très peu de sève, mais plutôt des fourmis qui constitueraient alors sa principale source alimentaire (Gauthier et Aubry, 1995). Bolles (1892) a même noté que les pics peuvent développer des problèmes hépatiques si leur diète se restreint à la consommation de sève.

L'alimentation en arthropodes serait également primordiale dans l'alimentation des oisillons. Plusieurs études ont montré, chez certaines espèces d'oiseaux, que la disponibilité d'arthropodes pour alimenter les oisillons pouvait influencer leur succès de reproduction (e.g. Nilsson, 1994 ; Duguay *et al.*, 2000) ainsi que la période où les femelles se reproduisent (Davies et Lundberg, 1985). Straus *et al.* (2011) ont d'ailleurs observé que la biomasse en arthropodes constitue l'une des deux plus importantes variables influençant la survie des nids chez le Pic maculé.

Le Pic maculé s'alimente en insectes principalement en recueillant ou en glanant ceux-ci à la surface des arbres (Nappi, 2009), mais il les récolte aussi sur les branches et le feuillage (Lawrence, 1967 ; Nappi, 2009). Certains arthropodes, comme les libellules et les papillons de nuit, peuvent également être capturés en plein vol (Lawrence, 1967 ; Lent et Capen, 1995 ; Nappi, 2009). Le Pic maculé s'approvisionnerait de préférence sur les branches de plus gros diamètre et sur des arbres plus grands (Franzreb, 1983). La disponibilité des arthropodes à la surface corticale serait d'ailleurs positivement corrélée à la grosseur des arbres (Grove, 2002).

Tozer (2010) a observé que l'abondance et la biomasse d'arthropodes étaient plus élevées dans les coupes partielles récentes. Selon l'auteur, cette observation

était peut-être due à l'ensoleillement créé par les ouvertures, ce qui favoriserait les insectes se reproduisant sur les troncs plus ensoleillés. De plus, l'apport de débris ligneux au sol provenant de la coupe récente pourrait également favoriser les insectes qui utilisent ces débris comme substrats de reproduction et d'alimentation (Ulyshen *et al.*, 2004). Dans les érablières du Nouveau-Brunswick, la littérature propose plutôt qu'une augmentation de la lumière pourrait diminuer l'abondance des arthropodes. La lumière, créée par les ouvertures, affecterait les lichens épiphytes (un microhabitat pour plusieurs arthropodes) et engendrerait des changements dans le microclimat cortical, affectant alors négativement les conditions d'habitat des arthropodes et les populations de ces derniers (Edman *et al.*, 2008).

La biomasse d'arthropodes varie également durant la saison de reproduction (Tobalske, 1992 ; Duguay *et al.*, 2000). Cette phénologie pourrait peut-être expliquer le comportement des adultes et des jeunes s'alimentant principalement de sève avant la migration automnale (Lawrence, 1967). Cette fluctuation temporelle de la biomasse d'insectes pourrait également devenir contraignante pour les individus qui retardent leur nidification (Martin, 1987).

Plusieurs études ont montré la capacité de certains oiseaux à adapter leurs comportements d'alimentation aux changements dans la disponibilité d'arthropodes, dans la structure d'habitat ou dans la composition végétale (Sturman, 1968 ; Grubb, 1979 ; Szaro et Balda, 1979). Franzreb (1983) a observé que le Pic maculé était une de ces espèces pouvant s'adapter à des milieux aménagés où il utilisait alors davantage les branches et le feuillage comme substrat d'alimentation. Il démontrait également un comportement plus généraliste, dans les paysages aménagés, en ce qui concerne la sélection d'essences et la hauteur d'utilisation de ces arbres pour s'alimenter en insectes (Franzreb, 1983).

Une diminution de la disponibilité de nourriture pourrait également entraîner des comportements de compromis. Les parents pourraient 1) augmenter la distance où ils recherchent la nourriture par rapport au nid (e.g. Adams *et al.*, 1994);



2) augmenter le temps passé à alimenter les oisillons (e.g. Cucco *et al.*, 1995);  
3) diminuer leur propre consommation (e.g. Wittenberger, 1982) et/ou 4) augmenter la grosseur des bols alimentaires rapportés au nid, puisqu'ils en ramènent moins souvent (e.g. Grieco, 2001, 2002b).

Bien que son alimentation solide puisse donc provenir de la matière animale, une analyse des contenus stomacaux a également répertorié une bonne quantité de matière végétale (cambium et petits fruits) (Beal, 1911).

#### Les objectifs de l'étude

Au Québec, le contexte actuel d'aménagement de la forêt boréale propose essentiellement des coupes totales où seuls des parcelles linéaires de forêt mature et âgée (> 80 ans) sont laissés intacts, principalement le long des cours d'eau (bandes riveraines), des chemins importants et entre les blocs de coupe (séparateurs de coupe) (Ministère des Ressources naturelles et de la Faune, 2012). La réglementation correspondant à la nouvelle législation entrera en vigueur en avril 2013, mais la conservation ou la récupération de ces fragments laissés par l'industrie forestière demeure une question ouverte (Bureau du Forestier en chef, 2006). Dans ce contexte, nous avons examiné la qualité d'habitat de ces parcelles de forêt âgée résiduelle linéaire pour le Pic maculé, une espèce dominante dans l'écosystème forestier boréal mixte (Cadieux, 2012).

Le premier chapitre porte sur la qualité d'habitat des parcelles résiduelles quant aux attributs structuraux nécessaires à la reproduction et à l'alimentation du Pic maculé. Au-delà de la perte nette d'habitat et des changements de configuration, nous avons évalué si ce type d'aménagement entraîne dans les parcelles résiduelles une dégradation de l'habitat par la perte de substrats de nidification et d'alimentation nécessaires au Pic maculé. L'objectif était donc de vérifier la disponibilité et l'utilisation des substrats de nidification (arbres à cavités) et d'alimentation (arbres à sève) par le Pic maculé dans les parcelles résiduelles linéaires des paysages

soumis à la coupe forestière extensive. Nous avons analysé 1) la disponibilité des arbres de nidification, 2) l'utilisation des arbres de nidification, 3) les essences utilisées comme arbres à sève et 4) la répartition des arbres à sève par rapport aux nids.

Le deuxième chapitre aborde la question de la qualité de l'habitat en mesurant directement l'activité reproductrice du Pic maculé, incluant l'alimentation des jeunes par les adultes. Nous avons également mesuré deux facteurs importants pouvant influencer la reproduction du Pic maculé, soit : la prédation et l'alimentation des jeunes. Les objectifs du deuxième chapitre étaient donc 1) de vérifier la qualité des parcelles de forêt résiduelle à l'aide de paramètres de l'activité reproductrice du Pic maculé et 2) de vérifier si la pression de prédation et l'activité de nourrissage des oisillons (facteurs primordiaux dans le succès reproducteur) compromettent la reproduction dans ce type de paysage aménagé. Pour ce deuxième objectif, nous avons analysé de manière quantitative 1) la pression de prédation, 2) la fréquence d'alimentation des oisillons, 3) la grosseur des bols alimentaires rapportés par les adultes ainsi que 4) les patrons spatiaux de recherche de nourriture.

## CHAPITRE I

# DISPONIBILITÉ ET UTILISATION DES ARBRES DE NIDIFICATION ET D'ALIMENTATION DU PIC MACULÉ (*SPHYRAPICUS VARIUS*) DANS LES PARCELLES DE FORÊTS RÉSIDUELLES D'UN PAYSAGE AMÉNAGÉ EN FORÊT BORÉALE MIXTE DE L'EST DU CANADA.

Bédard, Simon<sup>[1]</sup> et Drapeau, Pierre<sup>[1]</sup>.

[1] Université du Québec à Montréal, Département des sciences biologiques, Centre  
d'étude de la Forêt (CEF), Chaire industrielle CRSNG UQAT-UQAM en  
aménagement forestier durable.



## 1.1 Résumé

Les pics sont souvent considérés comme des espèces clés puisqu'ils creusent des cavités qui seront disponibles à d'autres utilisateurs incapables d'excaver. Toutefois, plusieurs espèces de pics sont sensibles aux changements engendrés par l'aménagement de la forêt, notamment en raison de la perte d'attributs nécessaires à leurs besoins écologiques, comme le bois mort et les arbres de gros diamètre. Le Pic maculé (*Sphyrapicus varius*) est une espèce dominante en forêt boréale mixte et pourrait également être touché par certaines formes d'aménagement. Dans un contexte de perte et de fragmentation de la forêt mature suite à la coupe, la présente étude mesure la disponibilité des attributs nécessaires à la nidification du Pic maculé dans des parcelles de forêt résiduelle d'un paysage intensivement aménagé. Nous avons examiné la disponibilité et l'utilisation des substrats de nidification et d'alimentation en sève. L'analyse repose principalement sur un inventaire végétal réalisé sur l'ensemble des tiges de dhp  $\geq 10$  cm, dans des quadrats de 0,04 ha. Nous avons récolté les données dans des parcelles résiduelles d'un paysage aménagé par des coupes totales et les avons comparées aux données récoltées dans des forêts âgées d'un massif forestier soumis aux perturbations naturelles. Les résultats montrent que, dans les parcelles résiduelles du paysage aménagé 1) la disponibilité d'arbres de nidification n'est pas plus faible que dans la forêt naturelle; 2) l'utilisation des arbres de nidification ne semble pas être plus forte; 3) le Pic maculé utilise davantage le sapin baumier et les bouquets d'aulnes et de saules comme arbre à sève; enfin 4) les arbres à sève ne sont pas plus éloignés de l'arbre de nidification dans les parcelles de forêts âgées du paysage aménagé que dans les forêts du paysage naturel. Cette étude montre que les parcelles résiduelles du paysage aménagé offrent les substrats de nidification et d'alimentation en sève comparables à ceux offerts en forêt naturelle pour la nidification du Pic maculé. L'étude soulève toutefois un questionnement sur la persistance et le recrutement des arbres de nidification à plus long terme dans ce type de paysage aménagé.

**Mots clés :** Pic maculé, paysage aménagé, substrat de nidification, substrat d'alimentation.





## 1.2 Introduction

Les pics sont considérés comme des espèces clés, particulièrement parce qu'ils creusent des cavités qui seront disponibles à d'autres utilisateurs incapables d'excaver leurs propres cavités de nidification (Martin *et al.*, 2004 ; Blanc et Walters, 2008 ; Nappi et Drapeau, 2009 ; Cockle *et al.*, 2011). De plus, ils sont souvent reconnus comme étant sensibles à la perte et/ou aux changements de certains éléments structurants comme le bois mort (Drapeau *et al.*, 2009 ; Nappi et Drapeau, 2009 ; Nappi et Drapeau, 2011), les arbres de gros diamètres (Vaillancourt *et al.*, 2008) et la présence de bordure (Gagné *et al.*, 2007). Ils sont donc souvent considérés comme des bio-indicateurs des forêts âgées et de leur biodiversité. Ils constituent ainsi de bons modèles pour la conservation (Martikainen *et al.*, 1998 ; Mikusinski *et al.*, 2001 ; Virkkala, 2006 ; Drever et Martin, 2010).

Au Québec, en forêt boréale mixte, le Pic maculé (*Sphyrapicus varius*) représente l'excavateur fournissant le plus grand nombre de cavités et les utilisateurs secondaires de petite taille, comme le Grand polatouche et l'Écureuil roux, peuvent profiter de la disponibilité de ces cavités (Cooke, 2009 ; Cadieux, 2012). Il est donc considéré comme une espèce dominante (Cooke, 2009 ; Cadieux, 2012). Il est aussi réputé généraliste dans ses choix de substrats pour se nourrir (Lawrence, 1967 ; Franzreb, 1983 ; Eberhardt, 2000 ; Savignac et Machtans, 2006 ; Nappi, 2009) et, au contraire d'autres espèces de pics, il est reconnu pour son utilisation de substrats vivants autant pour sa nidification que pour son alimentation (Nappi, 2009 ; Cadieux, 2012). Malgré cela, dans les forêts aménagées, il sélectionnerait des territoires où les parcelles résiduelles sont relativement grandes (Hannon et Song, 2008). Dans son étude sur des aménagements de coupe en mosaïque dans l'écozone des plaines boréales, Cooke (2009) a observé que le Pic maculé préfère les parcelles forestières plus grandes que 5 ha et composées de peuplements matures. Enfin, dans une étude en forêt de feuillus du sud-ouest de l'Ontario, Straus *et al.* (2011) ont observé, de façon surprenante, que des six excavateurs étudiés, le Pic maculé était le seul qui était absent des coupes partielles les plus intenses.

Or, dans la forêt boréale mixte du Québec, la coupe avec protection de la régénération et des sols (CPRS) retire une bonne partie de la masse forestière (i.e. toutes les tiges commerciales > 9 cm de dhp) en ne laissant essentiellement dans le paysage que de minces superficies résiduelles (< 5 ha) de forêt mature et âgée (> 80 ans) le long des cours d'eau (bandes riveraines) et entre les blocs de coupe (séparateurs de coupe) (Ministère des Ressources naturelles et de la Faune, 2012). De plus, dans les bandes riveraines, la réglementation permet la récolte de 30% des tiges commerciales. Enfin, les arbres laissés sur pied dans les parcelles résiduelles linéaires sont beaucoup plus exposés au vent que dans les forêts continues et donc, plus susceptibles à la perte par les chablis (Ruel *et al.*, 2001 ; Mascarua Lopez *et al.*, 2006).

La sélection d'habitat peut être vue comme un processus hiérarchique où la population d'une espèce est influencée par des caractéristiques à grande échelle (e.g. la taille et la fragmentation du paysage), mais également à des échelles plus fines et plus individuelles (e.g. sites de nidification et de nourrissage) (Johnson, 1980 ; Jones, 2001). Certaines études montrent d'ailleurs que la sélection du site de nidification du Pic maculé serait surtout influencée par des attributs à l'échelle locale (e.g. Adkins Giese et Cuthbert, 2003 ; Warren *et al.*, 2005). Ainsi, au-delà de la perte nette d'habitat et de la fragmentation, l'occurrence et le succès de reproduction d'une espèce peuvent être contraints par la disponibilité de certains substrats nécessaires à la nidification ou à l'alimentation (e.g. Virkkala, 1990 ; Virkkala et Liehu, 1990). En plus de la perte nette et la fragmentation de la forêt mature et âgée, les parcelles résiduelles dans les paysages aménagées peuvent être dégradées (Julian Caley *et al.*, 2001) quant à la qualité des arbres pouvant offrir gîte ou alimentation à une espèce comme le Pic maculé, dont les principales ressources nécessaires à sa reproduction sont les arbres de nidification et les arbres d'alimentation (Savignac et Machtans, 2006 ; Tozer, 2010).

En forêt boréale mixte du Québec, le Pic maculé sélectionne fortement, comme arbre de nidification, le peuplier faux-tremble vivant mais infecté par le polypore du

tremble (Cadieux, 2012). Le polypore du tremble est un champignon porteur de la maladie de la carie blanche du tronc des feuillus (Boulet et Côté, 2012). Les arbres sélectionnés par le Pic maculé possèdent un dhp moyen de 36 cm (Cadieux, 2012) et le plus petit est de 19 cm (données non publiées).

L'alimentation du Pic maculé provient de deux sources. D'une part, cette espèce s'alimente en insectes en glanant ceux-ci à la surface des arbres (Nappi, 2009). Il les récolte sur les troncs, mais utilise également les branches et le feuillage (Lawrence, 1967 ; Nappi, 2009). Certains arthropodes peuvent également être capturés en plein vol (Lawrence, 1967 ; Lent et Capen, 1995 ; Nappi, 2009). Franzreb (1983) a observé que le Pic maculé est l'une de ces espèces pouvant s'adapter à des milieux aménagés où il utilise alors davantage les branches et le feuillage comme substrat d'alimentation. Elle a également montré que ce pic a un comportement plus généraliste, dans les paysages aménagés, en ce qui concerne la sélection d'essences et la hauteur d'utilisation des arbres pour s'alimenter en insectes (Franzreb, 1983).

D'autre part, le Pic maculé se nourrit de la sève des arbres en créant des rangées horizontales de petits trous rectangulaires qu'il perce dans l'écorce de plusieurs espèces végétales (McAtee, 1911 ; Tate, 1973 ; Eberhardt, 2000 ; Savignac et Machtans, 2006). Durant la période de nidification, les adultes compteraient d'ailleurs sur l'apport en sève comme élément énergétique pour eux-mêmes alors qu'ils nourrissent les jeunes avec des arthropodes (Lawrence, 1967 ; Tate, 1973 ; Eberhardt, 2000). Ceux-ci peuvent, toutefois, être attirés et capturés dans ces mêmes puits de sève (Walters *et al.*, 2002 ; obs.pers.). De plus, les adultes tremperaient les arthropodes dans la sève avant de les apporter au nid, visiblement pour augmenter l'apport énergétique des bols alimentaires (Kilham, 1962 ; Walters *et al.*, 2002 ; obs.pers.). Les adultes pourraient également nourrir les jeunes directement avec de la sève, spécialement lors des périodes froides où les arthropodes sont inactifs (Lawrence, 1967 ; Tate, 1973). Le Pic maculé défend activement ses puits de sève contre les autres oiseaux, incluant ses congénères

(Walters *et al.*, 2002). En ce sens, il apparaît avantageux pour l'animal de construire ses puits de sève le plus près possible du nid. Il n'est toutefois pas clair que la distance du nid représente une variable discriminante dans le choix des arbres à sève (Eberhardt, 2000 ; Tozer, 2010). Notons que les couples de Pic maculé n'utilisent rarement plus que trois ou quatre arbres à sève pendant la période de nidification (obs. pers.).

L'objectif de la présente étude est donc d'évaluer la dégradation de l'habitat dans les parcelles résiduelles linéaires en vérifiant la disponibilité et l'utilisation des substrats nécessaires à la nidification (arbre de nidification) et à l'alimentation (arbre à sève) du Pic maculé, une espèce dominante en forêt boréale mixte. Pour ce faire, nous avons mesuré 1) la disponibilité des arbres potentiels de nidification, 2) l'utilisation des arbres de nidification par le Pic maculé, 3) les essences et l'abondance des arbres à sève utilisés par le Pic maculé et 4) la répartition des arbres à sève par rapport aux nids. Nous avons mesuré ces attributs dans des parcelles de forêts résiduelles linéaires d'un paysage aménagé et les avons comparées à ceux obtenus dans une forêt témoin d'un paysage soumis aux perturbations naturelles. Notre hypothèse est que les parcelles résiduelles seront davantage dégradées que la forêt naturelle en termes de substrats de nidification et d'alimentation. Étant donné la perte de ces substrats causée par les chablis et la récolte de 30% dans les bandes riveraines, les ressources permettant la reproduction du Pic maculé seraient alors de moindre quantité et de moindre qualité. Par contre, la régénération après coupe permettra, dans l'environnement adjacent aux parcelles résiduelles, la présence d'essences d'arbres à sève qui n'existent pas dans la forêt naturelle et qui pourraient être utilisées par les individus nichant dans les parcelles résiduelles. Nous prévoyons donc que, dans les parcelles résiduelles linéaires 1) la disponibilité d'arbres de nidification sera plus faible; 2) l'utilisation des arbres de nidification (densité de cavités) sera alors plus forte; 3) les essences utilisées comme arbres à sève seront différentes de celles utilisées dans le paysage naturel et 4) les arbres à sève seront plus éloignés des arbres de nidification.



### 1.3 Méthodes

#### 1.3.1 Aire d'étude

L'étude s'est déroulée en forêt boréale mixte de l'Abitibi entre 2008 et 2011 à environ 45 km au nord de Rouyn-Noranda, dans la zone de la Forêt d'enseignement et de recherche du Lac Duparquet (FERLD) (Figure 1.1) (~48°30' N, 79°22' O). Cette zone se situe dans le domaine bioclimatique de la sapinière à bouleau blanc (Robitaille et Saucier, 1998). On y retrouve une physiographie généralement ondulante avec une présence de basses terres et de dépressions où les dépôts de surface sont principalement composés d'argile glacio-lacustre (Vincent et Hardy, 1977 ; Harvey et Leduc, 1999). La dynamique forestière y est principalement influencée par le régime des feux (Dansereau et Bergeron, 1993 ; Bergeron *et al.*, 2004), mais les maladies et les épidémies d'insectes, notamment la tordeuse des bourgeons de l'épinette (*Choristoneura fumiferana*), façonnent également la mosaïque forestière (Morin *et al.*, 1993). La température moyenne, à La Sarre, est de 0,7°C, tandis que les précipitations annuelles moyennes et les chutes de neige annuelles moyennes sont respectivement de 889,8 mm et de 246,3 cm (Environnement Canada, 2011). La saison de croissance est relativement courte et ne dure qu'entre 150 et 160 jours (Harvey et Leduc, 1999). Le peuplier faux-tremble, le peuplier baumier (*Populus alba*), le bouleau à papier (*Betula papyrifera*) et le pin gris (*Pinus banksiana*) sont les principales espèces pionnières, tandis que des espèces tolérantes à l'ombre comme le sapin baumier (*Abies balsamea*), l'épinette blanche (*Picea glauca*) et l'épinette noire (*Picea mariana*) prennent place pour former des peuplements mixtes après environ 100 ans (Harvey *et al.*, 2002). Parsemées dans le paysage, les perturbations mineures favoriseront également la présence d'autres espèces intolérantes à l'ombre comme le thuya occidental (*Thuja occidentalis*) (Bergeron, 2000 ; Chen et Popadiouk, 2002 ; Harvey *et al.*, 2002).

### 1.3.2 Les deux types de paysages

Le paysage aménagé (AM) est situé au sud-ouest des limites de la FERLD (Figure 1.2). Il consiste en une zone où une importante partie de la matrice forestière a été récoltée depuis environ les trente dernières années (Harvey et Leduc, 1999). À cet endroit, le couvert forestier (>70 ans avec arbres >12 m de hauteur) est de 27% (Ouellet-Lapointe, 2011). Le couvert forestier mature occupe donc une faible superficie et il est fortement fragmenté en étant principalement concentré dans des parcelles résiduelles linéaires le long des cours d'eau (bandes riveraines) et entre les blocs de coupe (séparateurs de coupe) (Figure 1.3). Ces peuplements mixtes résiduels proviennent du feu de 1923 et sont donc âgés de 89 ans (Dansereau et Bergeron, 1993 ; Bergeron *et al.*, 2004 ; Ouellet-Lapointe, 2011). Nous y avons disposé 12 placettes de forme variable (en fonction de la forme des parcelles résiduelles) (Figure 1.2). Les longueurs varient entre 199 m et 856 m ( $\mu = 481$  m) et les largeurs varient entre 34 m et 156 m ( $\mu = 76$  m), pour une superficie totale de 31 ha (Tableau 1.1). Les 12 placettes sont constituées de six bandes riveraines (BR) et de six séparateurs de coupe (SC) (Tableau 1.1). Provenant de coupes âgées d'environ dix à vingt ans, les parterres en régénération qui encadrent les parcelles de forêt résiduelle étudiées atteignent une hauteur d'environ 3 à 4 m (obs. pers.). À ce stade de régénération, le gouvernement québécois prévoit que les parcelles résiduelles, laissées lors de la coupe, devraient être récupérées (Ministère des Ressources naturelles et de la Faune, 2012).

Le paysage naturel (NAT), agissant comme témoin, est situé à l'intérieur des limites de la FERLD (Figure 1.2). Il est représenté par une forêt soumise presque exclusivement aux seules perturbations naturelles. Dans le cadre d'un vaste projet, nous y avons établi trois placettes rectangulaires de 20 ha (placettes 2, 3 et 4) et une placette de 40 ha (placette 1) pour une superficie totale de 100 ha (Figure 1.2, 1.4 et Tableau 1.1). Elles sont disposées dans des peuplements mixtes issus des feux de 1870 (placettes 1, 2 et 3) et 1916 (placette 4) qui sont âgés respectivement de 142 et 96 ans. Ces placettes du paysage naturel (NAT) sont donc de composition



végétale successionnelle similaire aux placettes du paysage aménagé (AM), puisque l'établissement de peuplement mixte se détecte aux alentours de 100 ans dans cette région. Certaines portions provenant des feux de 1870 ont subi des coupes partielles entre 1926 et 1945 (Harvey et Leduc, 1999). Le couvert forestier (>70 ans avec arbres >12 m de hauteur) y est de 60% (Ouellet-Lapointe, 2011). Les deux types de paysages (AM et NAT) sont distants d'un peu plus de 8 km (Figure 1.2).

### 1.3.3 Détection des cavités actives

Pendant quatre étés, entre 2008 et 2011, nous avons effectué une recherche systématique de nids actifs du Pic maculé dans les deux types de paysages (AM et NAT). La recherche s'est effectuée en parcourant des transects linéaires. Dans le paysage aménagé (AM), un seul transect a été établi au centre de chaque placette où la longueur du transect varie selon la longueur de la placette (Figure 1.5). Dans le paysage naturel (NAT), les transects ont été établis sur la longueur des placettes et sont séparés chacun de 50 m, à partir de 25 m de la bordure des placettes (Figure 1.5). En 2008 et 2009, les transects ont été parcourus à trois reprises, tandis qu'en 2010 et 2011, ils l'ont été à deux reprises. Outre la recherche systématique par transect, les nombreux déplacements ont également permis la découverte opportuniste de quelques cavités actives de Pic maculé dont la présence avait été détectée lors de la recherche systématique, mais les nids n'avaient pas été découverts. Vers la mi-mai, alors que le Pic maculé creuse sa cavité, la recherche a été concentrée sur les indices sonores et visuels fournis par les individus adultes ainsi que sur la présence au sol de copeaux d'excavation (Martin et Eadie, 1999 ; Dudley et Saab, 2003). À partir de la mi-juin, alors que l'éclosion avait eu lieu, il était possible d'entendre les oisillons quémander en plus de repérer les adultes en activité de nourrissage (Martin et Eadie, 1999 ; Dudley et Saab, 2003). Un nid a été considéré actif s'il contenait au moins un œuf ou un oisillon (Martin et Eadie, 1999 ; Aitken et Martin, 2004). Nous avons noté si la cavité utilisée était une cavité récente (excavée l'année même) ou si le Pic maculé avait utilisé une ancienne cavité

provenant d'une excavation antérieure. Au cours des quatre années d'étude, 63 nids actifs ont été découverts dans le paysage aménagé (AM) et 92 nids dans le paysage naturel (NAT) (Tableau 1.1).

#### 1.3.4 Inventaires de la végétation

##### 1.3.4.1 *Habitat et site de nidification*

Dans chaque placette des deux paysages (AM et NAT), nous avons disposé des quadrats circulaires systématiques de 11,2 m de rayon (0,04 ha). Dans le paysage aménagé (AM), les quadrats ont été disposés directement sur les transects de détection des cavités actives et le nombre de quadrats varie en fonction de la longueur du transect (Figure 1.5), pour un total de 57 quadrats répartis dans l'ensemble des douze placettes. Dans le paysage naturel (NAT), les quadrats sont situés à 50 m de la bordure des placettes et sont distants chacun de 100 m (Figure 1.5), pour un total de 94 quadrats systématiques dans l'ensemble des quatre placettes. Dans ces quadrats systématiques, toutes les tiges debout de dhp  $\geq 10$  cm ont été recensées. Nous y avons noté : 1) l'essence, 2) le stade de dégradation (*voir* Tableau 1.2), 3) le dhp, 4) la présence ou l'absence d'au moins un sporophore du polypore du tremble, et 5) la présence de puits de sèves récents et/ou anciens. Le Pic maculé entretient les puits de sève tout au long de la période de nidification. La présence de sève fraîche ou d'écorce pâle, fraîchement percée, permet d'affirmer qu'un ensemble de rangées de puits est récent. À l'inverse, un ensemble de rangées de puits où la sève est absente et l'écorce est sèche et sombre indique des puits anciens (i.e. fabriqués au moins une année antérieure à l'année où l'observation est effectuée). Les quadrats systématiques des placettes du paysage naturel (NAT) et des placettes 1 à 8 du paysage aménagé (AM) ont été inventoriés à l'été 2008 et ceux des placettes 9 à 12 du paysage aménagé (AM) ont été réalisés en 2010.

La présente étude compare les données recueillies dans les parcelles résiduelles d'un paysage aménagé (AM) à celles d'une forêt naturelle agissant comme témoin

(NAT). Les différentes placettes des paysages aménagés (AM) et naturels (NAT) ont été choisies pour leur similarité en âge de succession végétale. Nous avons toutefois voulu vérifier si les douze placettes choisies dans le paysage aménagé (AM) étaient représentatives des parcelles résiduelles retrouvées dans l'ensemble du territoire, en termes de substrat de nidification. En 2011, quinze autres parcelles résiduelles linéaires (ci-après aménagées : AM2) ont donc été sélectionnées au hasard dans le territoire aménagé et ont été visitées afin d'y comparer la disponibilité d'arbres de nidification à celle mesurée dans les douze placettes du paysage aménagé (AM) choisies pour cette étude. Ces quinze parcelles résiduelles supplémentaires (AM2) ont fait l'objet du même dispositif d'inventaire à l'aide de quadrats systématiques circulaires de 11,2 m de rayon, disposés à tous les 100 m au centre des parcelles résiduelles (Figure 1.5). Nous y avons toutefois concentré la prise d'informations seulement sur les tiges correspondant à des arbres de nidification potentiels (i.e. peuplier faux-tremble,  $d_{hp} \geq 20$  cm). Les quinze placettes résiduelles supplémentaires (AM2), sélectionnées aléatoirement, devaient être accessibles par les chemins forestiers et être représentatives de la proportion des couverts forestiers présents dans l'ensemble des parcelles résiduelles linéaires du territoire étudié. À l'aide du logiciel ArcGIS 9.3 et des cartes écoforestières (4<sup>ième</sup> décennal), nous avons déterminé que, sur un territoire de 57 300 ha de notre aire d'étude ( $n=41$  parcelles résiduelles), 22% des parcelles résiduelles étaient dominées par les résineux, 63% par une forêt mixte et 15% par une forêt feuillue. Sur les 15 parcelles, nous avons ainsi inventorié 58 quadrats systématiques répartis dans 3 parcelles à dominance de résineux ( $3/15 = 20\%$ ), 9 à dominance mixte (60%) et 3 à dominance feuillus (20%).

D'autre part, après chacune des quatre saisons de nidification, des quadrats circulaires de même dimension que les quadrats systématiques (i.e.  $\varnothing = 11,2$  m; 0,04 ha) ont été inventoriés autour des arbres de nidification. Ces quadrats ont fait l'objet des mêmes prises de données que les quadrats systématiques.

Enfin, à l'été 2011, nous avons visité la presque totalité des arbres de nidification du Pic maculé trouvés depuis 2008 pour y noter le nombre total de cavités de Pic maculé sur chaque arbre de nidification. Le dénombrement a été fait par le même observateur selon une évaluation à partir du sol. L'observation d'une ouverture de cavité à partir du sol n'implique pas nécessairement la présence d'une cavité complétée (Ouellet-Lapointe, 2011). Elle donne néanmoins une estimation de l'utilisation de l'arbre et s'il existe, le biais demeure toujours le même. Nous n'avons pas dénombré les cas où l'on pouvait observer du sol que la cavité n'avait pas été complétée. D'autre part, sur le territoire à l'étude, les cavités de Pic maculé pourraient être confondues avec celles du Pic chevelu. Toutefois, le Pic maculé effectue des ouvertures de diamètre variant entre 3,2 et 4,1 cm (Walters *et al.*, 2002), tandis que celles du Pic chevelu sont plus grandes (entre 4,65 et 5,08 cm de diamètre (Jackson *et al.*, 2002)). De plus, sur l'ensemble des 16 placettes étudiées (AM + NAT), seulement 14 nidifications de Pic chevelu y ont été recensées durant les quatre années d'étude. D'autre part, sur 350 arbres de nidification du Pic maculé provenant d'un inventaire plus large, seulement 10 arbres (2,9%) avaient également servis à la nidification du Pic chevelu. Il est donc peu probable d'avoir dénombré des cavités de Pic chevelu sur les arbres de nidification du Pic maculé.

#### *1.3.4.2 Perte d'arbres potentiels de nidification dans le paysage aménagé*

En 2011, nous avons revisité les 57 quadrats systématiques du paysage aménagé (AM) pour y noter le nombre d'arbres potentiels de nidification (i.e. peuplier faux-tremble, dhp  $\geq$  20 cm, stade de dégradation 1 ou 2 (*voir* Tableau 1.2)) encore sur pied ainsi que tous ceux couchés au sol. Nous avons noté la cause de leur chute : 1) castor ou 2) autres facteurs. Un arbre coupé par le castor est facilement reconnaissable, même après plusieurs années, par la spécificité de la souche qui se présente sous la forme d'un biseau distinctif du travail du castor. Les autres facteurs incluaient le vent, la coupe partielle industrielle (sans encoche de coupe sur la souche) et la coupe opportuniste (avec encoche de coupe distinctive des scies à

chaîne non industrielles) effectuée vraisemblablement par des locaux pour en faire du bois de chauffage.

#### *1.3.4.3 Arbres à sève utilisés*

En 2011, un effort a aussi été déployé afin de trouver les arbres à sève utilisés par les couples nicheurs. Pour chacun des 35 couples ayant niché en 2011, nous avons consacré un maximum d'environ quatre heures de recherche d'arbres à sève en suivant les déplacements des adultes. Un arbre à sève a été considéré actif si l'on y voyait un adulte 1) entretenir des puits de sève, 2) boire de la sève ou 3) tremper des insectes dans un puits de sève. Le lien entre un arbre à sève et le couple nicheur correspondant a été confirmé par la communication radio entre un observateur qui était situé près de l'arbre à sève et un autre situé près de l'arbre de nidification. Il était alors facile, par exemple, d'identifier un adulte venant tremper des insectes puis se diriger directement au nid pour aller nourrir les jeunes. Nous y avons noté 1) l'essence de l'arbre à sève, 2) le dhp, et 3) la distance entre l'arbre à sève et l'arbre de nidification. Les distances ont été prises à l'aide d'un GPS, sauf celles de 30 m et moins qui l'ont été avec un ruban à mesurer. Dans le paysage aménagé (AM), nous avons trouvé plusieurs tiges d'aulne rugueux et de saule servant d'arbres à sève. Ces arbustes poussent en bouquets de plusieurs tiges de faible diamètre. Dans ce cas, l'unité « arbre à sève » a été définie par un bouquet constitué de plusieurs tiges. Dans le paysage aménagé (AM), nous avons détecté 32 arbres à sève utilisés par 9 différents couples nicheurs. Dans le paysage naturel (NAT), nous avons trouvé 29 arbres à sève de 14 couples (Tableau 1.3).



### 1.3.5 Analyses statistiques

#### 1.3.5.1 Arbres de nidification

##### 1.3.5.1.1 Disponibilité des arbres de nidification

La disponibilité des arbres de nidification a été analysée selon trois comparaisons distinctes. La première analyse compare la disponibilité dans les douze placettes sélectionnées du paysage aménagé (AM) à celle, d'une part, des quinze placettes supplémentaires du paysage aménagé (AM2), représentatives de la variabilité des conditions d'habitat des forêts résiduelles dans ce paysage et d'autre part, à celle des quatre placettes du paysage naturel (NAT). Cette première analyse a donc été effectuée avec le paysage aménagé (AM) comme valeur de référence. La deuxième analyse compare la disponibilité d'arbres de nidification entre les deux types de parcelles résiduelles du paysage aménagé (AM), soit les bandes riveraines (BR) et les séparateurs de coupe (SC). Enfin, la troisième analyse compare la disponibilité entre les quadrats systématiques et les quadrats centrés autour des arbres de nidification pour chacun des deux paysages (AM et NAT). Dans tous les cas, l'unité d'échantillonnage est le quadrat de 0,04 ha. Pour les deux premières analyses, seuls les quadrats systématiques ont été utilisés. La variable réponse est le nombre d'arbres potentiels de nidification dans le quadrat de 0,04 ha. Un arbre potentiel de nidification a été défini comme étant un peuplier faux-tremble de stade de dégradation 1 ou 2 (*voir* Tableau 1.2), dhp  $\geq 20$  cm. Les trois analyses ont été effectuées selon un modèle mixte généralisé en distribution Poisson avec estimation de la vraisemblance (likelihood) par la méthode Laplace (R package lme4, version 0.999375-42) (Bates, 2011). Dans la première analyse, l'effet fixe est le *type de paysage* (AM ou AM2 ou NAT). L'effet fixe de la deuxième analyse est le *type de bande* (BR ou SC) et celui de la troisième analyse est le *type de quadrat* (SYSTÉMATIQUE ou NIDIFICATION). L'effet aléatoire est toujours la *placette*.



Nous avons également analysé la perte d'arbres potentiels de nidification entre les deux types de parcelles résiduelles du paysage aménagé (AM), (i.e. entre les bandes riveraines (BR) et les séparateurs de coupe (SC)). L'unité d'échantillonnage est le quadrat systématique de 0,04 ha. Nous avons utilisé un modèle mixte généralisé en distribution Poisson avec estimation de la vraisemblance par la méthode Laplace (R package lme4, version 0.999375-42) (Bates, 2011). L'effet fixe est le *type de bande* (BR ou SC) et l'effet aléatoire est la *placette*. Nous avons fait trois analyses où les variables réponses étaient : 1) le nombre total de peupliers faux-trembles tombés au sol ( $dhp \geq 20$  cm), 2) le nombre tombés au sol par l'activité du castor, et 3) le nombre tombés au sol en raison d'autres facteurs de chute. Les variables réponses sont exprimées en pourcentages, en fonction du nombre total de peupliers faux-trembles ( $dhp \geq 20$  cm, tombés et sur pied), présents dans le quadrat, à l'aide de la fonction offset (R package lme4, version 0.999375-42) (Bates, 2011).

L'infection d'un arbre par le polypore du tremble est un élément clé pour l'excavation du Pic maculé. Le taux d'infection par le polypore du tremble a été comparé entre le paysage aménagé (AM) et le paysage naturel (NAT) à l'aide d'un modèle mixte généralisé en distribution Poisson avec estimation de la vraisemblance par la méthode Laplace (R package lme4, version 0.999375-42) (Bates, 2011). L'unité d'échantillonnage est le quadrat systématique. La variable réponse est le nombre d'arbres potentiels de nidification dans le quadrat systématique (i.e. peuplier faux-tremble, stade de dégradation 1 ou 2,  $dhp \geq 20$  cm) qui porte au moins un sporophore du polypore du tremble. L'effet fixe est le *type de paysage* (AM ou NAT) et l'effet aléatoire est la *placette*. La variable réponse est exprimé selon un taux, en fonction du nombre total de peupliers faux-trembles de stade de dégradation 1 ou 2 et de  $dhp \geq 20$  cm avec ou sans sporophores du polypore du tremble, à l'aide de la fonction offset (R package lme4, version 0.999375-42) (Bates, 2011). Pour les quadrats systématiques inventoriés en 2008, la présence ou l'absence de champignons ne fut pas notée en fonction de l'espèce. Toutefois, une étude menée en 2009 dans le même territoire, où toutes les espèces de champignons avaient été notées, dévoile que sur 118 peupliers faux-trembles de stade de dégradation 1 ou 2

et possédant des champignons à leur surface corticale, 99,2% d'entre eux avaient des sporophores du polypore du tremble (Cadieux, données non publiées).

#### 1.3.5.1.3 Utilisation des arbres de nidification

La densité de nids a été comparée entre les deux paysages (AM et NAT) à l'aide d'un modèle mixte généralisé en distribution Poisson avec estimation de la vraisemblance par la méthode Laplace (R package lme4, version 0.999375-42) (Bates, 2011). L'unité d'échantillonnage est la placette, l'effet fixe est le *type de paysage* (AM ou NAT). Étant donné que nous avons quatre années de données de densités pour chaque placette, un effet aléatoire de la *placette* a été considéré dans le modèle. La variable réponse est le nombre de nids actifs dans une placette et la superficie des placettes a été introduite dans le modèle avec la fonction offset (R package lme4, version 0.999375-42) (Bates, 2011). Comme déjà mentionnée, en 2010 et 2011, la recherche systématique de nids actifs n'a fait l'objet que de deux passages sur les transects de détection de cavités, contrairement à trois passages en 2008 et 2009. Le biais est toutefois le même pour les deux paysages et le temps consacré aux autres activités de recherche dans les placettes ainsi que l'expérience acquise au cours des années font en sorte que nous sommes confiants d'avoir découvert la grande majorité des nids actifs pour les étés 2010 et 2011. À cet effet, nous avons considéré la variable *année* et l'interaction *année : type de paysage* dans le modèle de départ. Aucune de ces variables n'est apparue significative dans les modèles. Ainsi, lorsque l'année de référence a été fixée à 2008, l'année 2010 n'est pas différente (p-value = 0,9813) ni l'année 2011 (p-value = 0,3728). La même conclusion s'applique lorsque l'année de référence est 2009 (p-value 2010 = 0,8343 et p-value 2011 = 0,2795).

La distance entre les nids a été analysée au moyen d'un modèle mixte linéaire avec estimation par vraisemblance restreinte (restricted likelihood) (R package nlme, version 3.1-103) (Pinheiro *et al.*, 2012) avec le *type de paysage* (AM ou NAT) en effet fixe et la *placette* en effet aléatoire. Le nid constitue l'unité d'échantillonnage et

la variable réponse est la distance du nid actif, de la même année, le plus proche. Nous avons également considéré la variable *année* et son interaction avec *type de paysage*. Elles ont toutefois été soustraites du modèle puisqu'elles n'étaient pas significatives. Dans le paysage naturel (NAT), les déplacements sur le terrain ont permis de découvrir quelques nids situés à quelques dizaines de mètres des limites des placettes. Dans le paysage aménagé (AM) cela est impossible puisque, hors des limites des parcelles résiduelles, tous les arbres ont été coupés. Ces nids « hors placette » n'ont pas été retenus dans l'analyse de la densité des nids. Par contre, si pour un nid A donné, la distance était plus faible entre un nid B situé à l'extérieur qu'entre un nid C situé à l'intérieur de la placette, nous avons retenu la plus courte distance (entre A et B) dans l'analyse des distances entre les nids. D'autre part, dans le paysage aménagé, si un nid était le seul présent dans une placette résiduelle, nous ne l'avons pas considéré dans l'analyse des distances séparant les nids, de sorte que la distance entre les nids ne puisse pas être soumise à la distance séparant deux parcelles résiduelles.

Nous avons également analysé le nombre de cavités sur chaque arbre de nidification. Ces données ont été comparées entre les deux paysages (AM et NAT) au moyen d'un modèle mixte généralisé en distribution Poisson avec estimation de la vraisemblance par la méthode Laplace (R package lme4, version 0.999375-42) (Bates, 2011). L'unité d'échantillonnage est l'arbre de nidification, l'effet fixe est le *type de paysage* (AM ou NAT) et l'effet aléatoire est la *placette*. Pour sa part, l'âge de la cavité (récente ou ancienne) a été analysé à l'aide d'un test de chi-carré de Pearson à partir des pourcentages de cavités récentes et anciennes dans chacun des deux paysages (AM ou NAT). Les cavités récentes constituaient les cavités fraîches creusées l'année de l'inventaire.

### 1.3.5.2 Arbres à sève

#### 1.3.5.2.1 Essences utilisées

Nous avons comparé, entre le paysage aménagé (AM) et le paysage naturel (NAT), les essences utilisées comme arbres à sève sur les tiges de dhp  $\geq 10$  cm, provenant de l'inventaire des quadrats systématiques. Nous avons utilisé un modèle mixte généralisé en distribution Poisson avec estimation de la vraisemblance par la méthode Laplace (R package lme4, version 0.999375-42) (Bates, 2011). L'unité d'échantillonnage est le quadrat systématique, l'effet fixe est le *type de paysage* (AM ou NAT) et l'effet aléatoire est la *placette*. La variable réponse est le nombre d'arbres à sève d'une espèce donnée dans un quadrat de 0,04 ha. Les arbres à sève sont ceux sur lesquels nous avons observé des puits de sève qu'ils soient anciens ou récents. Nous avons effectué trois analyses distinctes pour chacun des groupes d'espèces choisis: 1) le bouleau à papier, 2) le sapin baumier, et 3) les autres conifères (épinette blanche, épinette noire et pin gris). Ces trois catégories englobent 98,3% des espèces utilisées comme arbres à sève pour l'ensemble des tiges inventoriées. Nous avons voulu également savoir si le nombre d'arbres à sève utilisé, d'une espèce donnée, était fonction de la présence de cette espèce dans le quadrat. Nous avons donc ajouté la *proportion de l'essence* dans le modèle, ainsi qu'une interaction *proportion de l'essence : type de paysage*. Dans le cas des analyses avec le bouleau à papier et le sapin baumier, nous avons soustrait l'interaction puisqu'elle était en forte corrélation ( $>0,850$ ) avec la *proportion de l'essence*.

#### 1.3.5.2.2 Répartition des arbres à sève par rapport au nid

Premièrement, nous avons évalué si le nombre d'arbres à sève était plus élevé à l'intérieur des quadrats de nidification (autour des arbres de nidification) que dans les quadrats systématiques (dans le reste de l'habitat). Pour ce faire, seuls les arbres à sève avec des puits récents (i.e. puits de sève percés durant l'année de



l'inventaire) ont été considérés; et nous avons retenu seulement les quadrats de nidification où il y avait eu des nidifications la même année que l'inventaire végétal des quadrats systématiques. Par exemple, si l'inventaire des quadrats systématiques avait été réalisé en 2008 dans une placette donnée, seuls les quadrats de nidification de 2008 ont été retenus pour cette placette. Nous avons réalisé une comparaison appariée entre les quadrats de nidification et les quadrats systématiques. Pour chaque nid, nous avons ainsi calculé un ou plusieurs ratios ( $\Delta$ ) (i.e. le nombre d'arbres à sève dans un quadrat de nidification — nombre d'arbres à sève dans un quadrat systématique). Pour chaque nid, le nombre de  $\Delta$  est donc relatif au nombre de quadrats systématiques comparés. Nous y avons comparé seulement les quadrats systématiques situés à une distance maximale de 91 m du quadrat de nidification (cela correspond à un territoire de Pic maculé, i.e. la distance moyenne séparant deux nids pour l'ensemble des deux paysages, divisé par 2 ( $181 \text{ m} / 2 = 91 \text{ m}$ )). Les quadrats systématiques intercalés avec un quadrat de nidification n'ont également pas été utilisés pour la comparaison. Pour la plupart des quadrats de nidification, nous n'avons ainsi obtenu qu'un seul quadrat systématique apparié. Pour chacun des deux paysages (AM et NAT), nous avons ensuite effectué un test de t, afin de vérifier si  $\Delta$  était différent de 0. Nous n'avons pas considéré le nombre total d'arbres à sève potentiel dans les quadrats comme pouvant influencer le nombre d'arbres à sève utilisés. Selon nous, le nombre d'arbres total disponible n'est pas limitatif puisqu'un couple de Pic maculé n'utilisera qu'au plus trois ou quatre arbres pour leur besoin en sève (obs.pers.). Tozer *et al.* (2011) ont également noté que la distance séparant les arbres à sève des nids était la même entre deux types de forêts malgré une plus faible abondance d'arbres à sève potentiels dans une des deux forêts.

Deuxièmement, nous avons analysé la distance réelle entre les arbres à sève et les nids à l'aide des données des arbres à sève où nous avons confirmé leur utilisation par différents couples à l'été 2011. Nous avons utilisé un modèle mixte linéaire avec estimation par vraisemblance restreinte (R package nlme, version 3.1-103) (Pinheiro *et al.*, 2012) avec le *type de paysage* (AM ou NAT) en effet fixe et la

*placette* en effet aléatoire. L'arbre de nidification constitue l'unité d'échantillonnage et la variable réponse est la distance entre un arbre à sève et l'arbre de nidification. Nous n'avons pas considéré d'effet aléatoire de l'arbre de nidification puisque, pour certains couples, nous n'avons trouvé qu'un seul arbre à sève.

Selon les modèles utilisés, les valeurs prévues et les erreurs types ont été obtenues en respectant la forme hiérarchique du modèle, en utilisant soit la fonction « predictSE.mer » ou « predictSE.lme » (R package AICcmodavg, version 1.24) (Mazerolle, 2012). Pour l'ensemble des analyses, le seuil alpha est de 0,05.

## 1.4 Résultats

### 1.4.1 Arbres de nidification

#### 1.4.1.1 Disponibilité des arbres de nidification

Tout d'abord, afin de jauger la représentativité des 12 parcelles résiduelles choisies pour cette étude, nous remarquons que la disponibilité d'arbres potentiels de nidification (AM = 4,30 arbres/0,04 ha,  $SE \pm 0,95$ ) n'est pas significativement différente que dans les autres parcelles résiduelles présentes dans le reste du territoire (AM2 = 2,69 arbres/0,04 ha;  $SE \pm 0,56$ ) ( $p$ -value = 0,1220) (Figure 1.6). La disponibilité d'arbres potentiels de nidification n'est pas non plus différente ( $p$ -value = 0,8190) entre le paysage aménagé (AM) et le paysage naturel (NAT) (4,74 arbres/0,04 ha;  $SE \pm 1,74$ ) (Figure 1.6). D'autre part, tant dans le paysage aménagé (AM) que dans le paysage naturel (NAT), le nombre d'arbres potentiels de nidification est plus élevé autour des arbres de nidification (quadrats de nidification) que dans le reste de l'habitat (quadrats systématiques) ( $p$ -value < 0,0001) (Figure 1.7).



En ce qui concerne le taux d'infection des peupliers faux-tremble par le polypore du tremble, un critère primordial pour déterminer les arbres potentiels de nidification du Pic maculé, il est intéressant de constater que ce taux est presque deux fois plus élevé dans le paysage aménagé (AM) (23,98%; SE $\pm$ 3,16) que dans le paysage naturel (NAT) (13,17%; SE $\pm$ 1,89) (p-value = 0,0021).

D'autre part, il est observé qu'au sein du paysage aménagé, les bandes riveraines (BR) supportent significativement moins d'arbres potentiels de nidification (2,87 arbres/0,04 ha; SE $\pm$ 0,63) que les séparateurs de coupe (SC) (6,70 arbres/0,04 ha; SE $\pm$ 1,41) (Figure 1.6). Cette différence est grandement attribuable à l'action du castor. Ainsi, dans le même sens où nous constatons une plus faible disponibilité d'arbres de nidification dans les bandes riveraines, nous y constatons également une plus forte proportion d'arbres potentiels de nidification tombés au sol dans ce même type de parcelle résiduelle (p-value = 0,0153) (Figure 1.8). Nous observons que le castor contribue à la perte de ces arbres potentiels de nidification de façon beaucoup plus intense dans les bandes riveraines que dans les séparateurs de coupe (p-value < 0,0001) (Figure 1.8). Les séparateurs de coupe sont quant à eux davantage soumis à la perte de ces substrats potentiels de nidification (p-value < 0,0001) par le vent et la coupe sélective (Figure 1.8).

#### *1.4.1.2 Utilisation des arbres de nidification*

La densité de nids actifs est deux fois et demie plus élevées dans les parcelles résiduelles du paysage aménagé (AM) que dans le paysage naturel (NAT) (p-value < 0,0001) (Tableau 1.4). Toutefois, la distance entre les nids n'est pas différente entre les deux paysages (p-value = 0,5057). Cette distance est de 194,19 m (SE $\pm$ 22,28) dans le paysage aménagé (AM) et de 168,47 m (SE $\pm$ 30,15) dans le paysage naturel (NAT) (Tableau 1.4).

D'autre part, le Pic maculé ne semble pas utiliser d'anciennes cavités (i.e. provenant d'excavation antérieure à l'année de la nidification) plus souvent dans le

paysage aménagé que dans le paysage naturel ( $p\text{-value} = 0,3839$ ) (Tableau 1.5). Cependant, dans le paysage aménagé, le Pic maculé fabriquerait davantage de cavités sur un même arbre de nidification ( $p\text{-value} = 0,0049$ ) (Tableau 1.5).

#### 1.4.2 Arbres à sève

##### 1.4.2.1 Essences utilisées

L'analyse basée sur les tiges de dhp  $\geq 10$  cm indique que le Pic maculé utilise davantage de sapin baumier dans le paysage aménagé que dans le paysage naturel ( $p\text{-value} = 0,0056$ ) (Figure 1.9). Le bouleau à papier et les autres conifères (épinette blanche, épinette noire et pin gris) ne sont pas plus utilisés dans l'un ou l'autre des paysages (Figure 1.9). Notons qu'une plus grande proportion de l'essence dans les quadrats explique sa plus grande utilisation en ce qui concerne le sapin baumier ( $\beta=3,99$ ;  $p\text{-value}<0,0001$ ) et le bouleau à papier ( $\beta=3,29$ ;  $p\text{-value}<0,0001$ ). De plus, pour ces deux essences, la proportion de l'essence est fortement corrélée ( $>0,850$ ) avec l'interaction *proportion de l'essence : type de paysage*.

##### 1.4.2.2 Répartition des arbres à sève par rapport au nid

La première analyse révèle qu'il n'y a pas de différence significative dans le nombre d'arbres à sève entre les quadrats de nidification (autour des arbres de nidification) et les quadrats systématiques (dans le reste de l'habitat). Et ce, tant dans le paysage aménagé (AM) ( $\Delta$  moyen = 0,6296) ( $p\text{-value} = 0,0909$ ) que dans le paysage naturel (NAT) ( $\Delta$  moyen = 0,3261) ( $p\text{-value} = 0,2668$ ).

La deuxième analyse porte les arbres à sève où nous avons déployé un effort pour détecter leur utilisation par les couples de l'année 2011. Dans le paysage naturel (NAT), les 29 arbres à sève détectés étaient tous des bouleaux à papier d'un dhp moyen de 23,6 cm (Tableau 1.3). Dans le paysage aménagé (AM), sur les 32 arbres à sève trouvés, 66% étaient également des bouleaux à papier d'un dhp

moyen de 17,7 cm. Nous avons également trouvé 10 bouquets d'aulnes rugueux de dhp moyen des tiges de 4,2 cm et un bouquet de saules de dhp moyen des tiges de 4,3 cm (Tableau 1.3). Ces bouquets étaient tous situés à l'extérieur (i.e. dans le parterre de coupe en régénération) ou en bordure des parcelles résiduelles. La distance qui sépare ces arbres à sève des nids n'est pas différente entre le paysage aménagé (AM) (62,32 m; SE $\pm$ 14,08) et le paysage naturel (NAT) (74,08 m; SE $\pm$ 16,13) (p-value = 0,5996). Dans le paysage aménagé, l'arbre à sève le plus près est situé à 2,35 m du nid et le plus éloigné est à 310 m. Dans le paysage naturel, le plus près est à 9,39 m et le plus éloigné est à 205 m.

## 1.5 Discussion

Cette étude montre que, dans les parcelles résiduelles du paysage aménagé 1) la disponibilité d'arbres de nidification n'est pas plus faible que dans la forêt du paysage naturel; 2) l'utilisation des mêmes arbres de nidification n'est pas nécessairement plus répétée; 3) le Pic maculé utilise, comme arbre à sève, davantage le sapin baumier et les bouquets d'aulnes et de saules; enfin 4) les arbres à sève ne sont pas plus éloignés de l'arbre de nidification.

### 1.5.1 Arbres de nidification

#### 1.5.1.1 Disponibilité des arbres de nidification

Il est connu que le Pic maculé sélectionne fortement les gros peupliers faux-trembles infectés par le polypore du tremble comme substrat de nidification (Kilham, 1971 ; Savignac et Machtans, 2006 ; Cadieux, 2012). Dans cette étude, les 155 nids actifs ont tous été excavés dans le peuplier faux-tremble et tous étaient infectés par *Phellinus tremulae*.

En premier lieu, nous avons voulu vérifier si les douze placettes choisies dans le paysage aménagé (AM) étaient représentatives de l'ensemble des parcelles résiduelles présentes sur le territoire à l'étude, en termes de substrat de nidification. Nos résultats montrent que la disponibilité du peuplier faux-tremble ( $d_{hp} \geq 20$  cm) n'est pas différente entre les parcelles résiduelles étudiées (AM) et les autres parcelles résiduelles présentes dans le reste du territoire aménagé (AM2) (Figure 1.6).

La disponibilité en arbres potentiels de nidification est comparable entre le paysage aménagé (AM) et le paysage naturel (NAT) (Figure 1.6). Cependant, le taux d'infection par *Phellinus tremulae* est presque deux fois plus élevé dans le paysage aménagé (AM). La présence de ce champignon est un élément clé pour l'excavation de cavité par le Pic maculé (Savignac et Machtans, 2006 ; Cooke, 2009 ; Cadieux, 2012). Cette infection plus intense, par le polypore du tremble, dans les parcelles résiduelles pourrait s'expliquer par une plus grande facilité d'infection par le champignon due à une plus grande incidence de blessures liées à la coupe forestière. Les spores ne se développent, en effet, que dans les endroits où le bois est déjà altéré et préalablement envahi par des bactéries et d'autres champignons de coloration du bois (Boulet et Côté, 2012). Or, les activités de récolte dans les blocs de coupe engendrent des blessures d'exploitation aux arbres restés debout dans les parcelles résiduelles, multipliant ainsi les portes d'entrée du champignon. De plus, la récolte partielle, permise dans les bandes riveraines, pourrait également accroître ce phénomène. D'autre part, le champignon peut également s'introduire dans des blessures causées par les gélivures. Ainsi, les ouvertures du couvert forestier favorisent l'exposition au soleil et, par le fait même, l'insolation des troncs. Ce phénomène est causé par le gel et le dégel répétés des tissus de l'écorce exposés aux rayons du soleil à la fin de l'hiver (Riopel *et al.*, 2011). L'écorce exposée peut alors mourir et créer des blessures qui s'élargissent avec le temps (Riopel *et al.*, 2011).



Pour les pics, la capacité de support d'un habitat serait influencée, entre autres, par la disponibilité des substrats de nidification, où le nombre de cavités atteindrait un point d'équilibre lorsque le taux annuel de gain en substrat de nidification (e.g. par la sénescence) égalerait le taux annuel de perte (e.g. par la chute des arbres) (Newton, 1998). Ainsi, les forêts plus vieilles favoriseraient un plus grand nombre de cavités par le nombre élevé de substrats sénescents jusqu'à un point où le nombre de cavités diminuerait à cause de la trop forte perte de ces arbres entraînés par leur chute au sol. Dans notre cas, les parcelles résiduelles du paysage aménagé (89 ans) et celles du paysage naturel (entre 96 et 142 ans) se retrouvent à des stades similaires de la succession végétale. La sénescence des peuplements devrait donc être également semblable. Toutefois, l'infection plus prononcée de *Phellinus tremulae* dans le paysage aménagé pourrait favoriser temporairement une plus grande disponibilité de substrats de nidification et pourrait, en partie, expliquer la plus forte densité de couples nicheurs observée dans ces parcelles résiduelles (Tableau 1.4). La plus forte sénescence des arbres pourrait cependant déplacer le point d'équilibre où le taux annuel de perte de substrat de nidification dépasserait le taux annuel de gain, plus rapidement dans le paysage aménagé que dans le paysage naturel. Il est possible que cette transition se réalise assez rapidement, particulièrement lorsque la disponibilité des arbres potentiels de nidification est concentrée dans de petites parcelles résiduelles. Ainsi, les forêts de tremble de moins de 40 ans sont, en général, faiblement atteintes par la carie blanche. Cependant, une fois que le champignon commence à s'installer dans le peuplement, la proportion d'arbres exempts de sporophores, mais qui sont tout de même atteints de l'intérieur, est à peu près la même que la proportion d'arbres porteurs d'au moins un sporophore de *Phellinus tremulae* (Anderson et Schipper, 1978 ; Boulet et Côté, 2012). Dans notre analyse, le taux d'infection ne repose que sur les arbres porteurs d'au moins un sporophore. En d'autres termes, il faut multiplier par deux la proportion d'arbres porteurs de sporophores pour connaître la proportion d'arbres réellement atteints par *Phellinus tremulae*. Cela voudrait dire que, dans le paysage aménagé étudié (AM), près de la moitié des gros peupliers faux-trembles sont déjà atteints de la maladie de la carie blanche. Soulignons toutefois que la fréquence des

sujets atteints peut varier considérablement entre les régions, mais également entre les peuplements d'une même région (Boulet et Côté, 2012). La fréquence peut effectivement varier selon la qualité du site (e.g. le sol), la composition et la structure végétale du peuplement (e.g. densité de tige, monoétagées ou bi-étagées), la génétique ainsi que les conditions préexistantes (e.g. feux, coupes, maladies, épidémies) (Boulet et Côté, 2012). Par exemple, dans les peuplements équiens composés d'espèces pionnières comme le peuplier faux-tremble, la sénescence synchronisée des arbres peut se traduire par une perte extrêmement rapide du volume marchand (Pothier *et al.*, 2004). Shields et Bockheim (1981) faisaient remarquer que la longévité d'un peuplement de peuplier faux-tremble dépend de la présence de la canopée qui réduit l'insolation du sol forestier et la vitesse du vent. Lorsque la diminution de la canopée s'amorce par la perte d'arbres individuels, la détérioration du peuplement entier peut se faire en l'espace de seulement 6 ans. Dans notre territoire d'étude, Angers *et al.* (2010) ont également remarqué que les tiges de peuplier faux-tremble mortes, se maintiennent sur pied pour une plus courte période que d'autres espèces comme le sapin baumier, l'épinette noire et le pin gris. De plus, les arbres laissés sur pied dans les parcelles résiduelles sont beaucoup plus exposés au vent que ceux présents dans les forêts continues et donc, plus susceptibles à la perte par les chablis (Ruel *et al.*, 2001 ; Mascarua Lopez *et al.*, 2006). Dans notre cas, la proportion d'arbres potentiels de nidification qui ont été perdus à cause de facteurs autres (mais principalement le vent) est de 26,87% (SE $\pm$ 3,29) dans les bandes riveraines et de 40,41% (SE $\pm$ 4,67) dans les séparateurs de coupe (Figure 1.8).

D'autre part, le paysage aménagé de notre aire d'étude semble également fragilisé par la présence du castor, particulièrement dans les bandes riveraines. Ainsi, les bandes riveraines (BR) comportent 2,3 fois moins de peupliers faux-trembles (dhp  $\geq$  20 cm) que les séparateurs de coupe (SC) (Figure 1.6). Cette différence serait grandement expliquée par la perte due au castor (Figure 1.8). Le castor est ainsi responsable de la perte de 30,39% (SE $\pm$ 3,29) des arbres potentiels de nidification dans les bandes riveraines (BR) (Figure 1.8) comparativement à



seulement 0,46% ( $SE \pm 0,41$ ) dans les séparateurs de coupe (SC). La perte d'arbres en lien avec le castor est également présente dans la forêt naturelle, mais cette perte est plus manifeste dans le paysage aménagé étant donné la concentration des parcelles résiduelles le long des cours d'eau. Malgré l'importance de ces pertes et des pertes potentielles dues à la sénescence du peuplement, nous avons néanmoins observé, au moment de l'étude, un nombre de gros peupliers faux-trembles similaire entre le paysage aménagé (AM) et le paysage naturel (NAT) (Figure 1.6).

La perte potentielle d'une grande quantité de substrats de nidification dans le paysage aménagé rappelle la nécessité d'assurer le recrutement et le maintien d'arbres potentiels de nidification à grande échelle spatio-temporelle. En effet, la formation, mais également la persistance des arbres à cavités représentent des processus écologiques clés pour la conservation de la faune cavicole (von Haartman, 1957 ; Cockle *et al.*, 2011). Cette persistance des arbres à cavités est d'ailleurs très peu étudiée et gagnerait grandement à l'être davantage afin de parfaire la modélisation de leur disponibilité dans le temps. Cockle *et al.* (2011) ont calculé que la durée de vie des cavités creusées par les pics était, au Canada, en moyenne de 14 ans. Dans la zone biogéoclimatique de Douglas Intérieur, en Colombie-Britannique, Edworthy (2011) montre que le taux de survie des cavités créées sur le peuplier faux-tremble chute en bas de 0,50 après 15 ans. Toujours dans l'Ouest canadien, la durée moyenne où un peuplier faux-tremble possède les caractéristiques propices à l'excavation par les pics est de 11,8 ans (Blanc et Martin, 2012). En d'autres termes, une fois l'arbre assez sénéscent pour permettre l'excavation, il s'écoulerait une douzaine d'années avant que l'arbre ne soit trop sénéscent pour les besoins des pics (Angers *et al.*, 2010 ; Blanc et Martin, 2012).

À la lumière de ces informations, un peuplier faux-tremble ne pourrait vraisemblablement pas servir plus d'une vingtaine d'années comme substrat d'excavation. Parallèlement à cela, le temps nécessaire au recrutement d'arbres potentiels pour la nidification du Pic maculé serait minimalement d'environ 60 ans,

soit la moyenne d'âge où un peuplement de peuplier faux-tremble entre en phase de sénescence, et où la présence d'infection par *Phellinus tremulae* est manifeste (Pothier *et al.*, 2004). Cette moyenne constitue, en ce sens, le meilleur indice que nous ayons trouvé pour représenter le temps nécessaire à un peuplement pour fournir des substrats de nidification qui consiste en de gros arbres infectés par le polypore du tremble. Savignac et Machtans (2006) remarquaient d'ailleurs que, dans les forêts boréales mixtes du nord-ouest du Canada, le Pic maculé n'utilisait pas les forêts de moins de 60 ans et qu'il était rarement détecté dans les forêts de moins de 90 ans. Par ailleurs, il est difficile d'évaluer si le bassin formé par la moitié des gros peupliers faux-tremble qui ne sont pas encore affectés par le polypore du tremble soit assez important pour maintenir à plus long terme la disponibilité d'arbres potentiels pour la nidification du Pic maculé. Dans le paysage aménagé, il n'apparaît donc pas évident que la persistance des arbres potentiels de nidification, présents dans les parcelles résiduelles, puisse être assez longue pour maintenir leur disponibilité jusqu'à leur recrutement dans les zones coupées en régénération.

Pour ajouter à la perte naturelle des gros peupliers faux-trembles, la législation québécoise prévoit également la récolte des parcelles résiduelles de séparateurs de coupe lorsque, comme c'est le cas dans le paysage aménagé étudié, les parterres adjacents en régénération atteignent une hauteur de 3 m (Ministère des Ressources naturelles et de la Faune, 2012). À ce stade de régénération, les plus gros peupliers faux-trembles possèdent un dhp d'environ 7 à 8 cm (obs. pers.). Cette taille ne suffit pas à permettre l'excavation par le Pic maculé. Sur notre territoire, le plus petit peuplier faux-tremble sur lequel nous avons détecté une excavation de Pic maculé avait un dhp de 19 cm. De plus, à ce stade de régénération, il est peu probable que la maladie de la carie blanche soit présente dans le peuplement en régénération.

Tout cela pourrait alors se traduire, dans le paysage aménagé, par une rupture dans la disponibilité d'arbres de nidification où l'on constaterait la perte de ce type de substrat dans les parcelles résiduelles avant que les zones coupées n'aient le temps d'offrir un recrutement adéquat en arbres potentiels de nidification. Ce qui porte à

croire que la forte densité de couples nicheurs observée dans les parcelles résiduelles de ce paysage aménagé pourrait ne pas se maintenir à moyen et long terme.

#### *1.5.1.2 Utilisation des arbres de nidification*

Nous avons observé une plus forte densité de nids actifs dans les parcelles résiduelles (AM) que dans la forêt naturelle (NAT) (Tableau 1.4). Nous avons toutefois constaté que la distance qui sépare les nids était comparable (Tableau 1.4). Les couples semblent donc défendre une superficie territoriale comparable dans le paysage aménagé (AM) et dans le paysage naturel (NAT). Dans le paysage naturel, cette densité plus faible pour une même distance entre les nids indique que les oiseaux ont probablement tendance à se concentrer dans certaines zones, ne saturant pas l'aire d'étude. Dans le paysage aménagé, les zones adjacentes aux parcelles résiduelles sont complètement coupées et exemptes d'arbres de taille appréciable, ce qui fait que l'activité de nidification du Pic maculé est concentrée à l'intérieur de celles-ci (Figure 1.3). D'où l'importance d'offrir les meilleures conditions possibles à l'intérieur des parcelles résiduelles. D'autre part, le maintien d'une certaine distance entre les nids signifie non seulement que les arbres potentiels de nidification doivent être disponibles dans les parcelles résiduelles, mais qu'ils doivent être répartis dans la parcelle.

De plus, dans les deux paysages, le nombre de gros peupliers faux-trembles (dhp  $\geq 20$  cm) est plus élevé autour des arbres de nidification que dans le reste de l'habitat. Nous remarquons toutefois que le nombre moyen de grosses tiges présentes dans les quadrats centrés sur les arbres de nidification est plus faible dans le paysage aménagé que dans le paysage naturel (Figure 1.7). Le Pic maculé semble donc préférer nicher dans les sites où le nombre de grosses tiges de peupliers faux-trembles est plus important. Adkins Giese et Cuthbert (2003) avaient également observé que les arbres de nidification du Pic maculé étaient ceinturés par une plus grande surface terrière de peupliers faux-trembles; Clarke (2008) avait noté

que le Pic maculé utilisait des sites contenant une plus forte densité de gros peupliers faux-trembles et Warren *et al.* (2005) avait mentionné que l'utilisation d'un site de nidification était corrélée, entre autres, au nombre de gros feuillus.

Dans son modèle de simulation basé sur l'individu, Estades (2001) prédisait que lorsque la ressource alimentaire se distribue, en partie, à l'extérieur de la parcelle de nidification, les parcelles de nidification de plus petite taille supporteraient progressivement une plus forte densité d'oiseau. Ce patron serait, entre autres, créé grâce à l'agrandissement de l'aire d'alimentation des adultes hors des parcelles de nidification. Toutefois, la capacité des individus à s'adapter à de nouveaux types de nourriture pourrait influencer leur aptitude à utiliser l'environnement adjacent (Andrén, 1994). Le Pic maculé est une espèce opportuniste et probablement encline à utiliser le milieu adjacent en régénération pour se nourrir (*voir* Chap. 2). L'augmentation de la densité de couples nicheurs dans les parcelles résiduelles pourrait être associée au comportement alimentaire opportuniste de ce pic.

Le Pic maculé niche donc à plus forte densité dans les parcelles résiduelles tout en maintenant une certaine distance entre les nids. Il niche également dans des sites où le nombre de gros peupliers faux-trembles est plus élevé. Tout cela dans des parcelles résiduelles de petite taille ( $\mu = 2,59$  ha, *voir* Tableau 1.1). Dans ces parcelles résiduelles, il est donc possible qu'il utilise davantage les mêmes arbres de nidification année après année. Nos résultats montrent qu'il n'utiliserait pas plus souvent d'anciennes cavités (i.e. provenant d'excavations antérieures à l'année de nidification) (Tableau 1.5). Toutefois, il fabriquerait 1,5 fois plus de cavité sur un même arbre dans le paysage aménagé (AM) que dans le paysage naturel (NAT) (Tableau 1.5). Cette construction répétée de cavités sur un même arbre recouperait une longue histoire d'utilisation des arbres à cavités, car lorsque l'on se concentre sur nos quatre années d'étude et l'on examine le nombre de fois où le Pic maculé a utilisé le même arbre plus d'une année, la différence entre les deux paysages n'est plus aussi marquée. Sur les 63 nids actifs trouvés dans le paysage aménagé, 7 nids (11%) ont été fabriqués sur un arbre ayant servi plus d'une fois. Dans le paysage



naturel, cette proportion est de 12 nids sur un total de 92 nids actifs (13%). La réutilisation plus forte des arbres de nidification par le Pic maculé dans le paysage aménagé s'étend donc sur un horizon temporel de plus de quatre ans.

### 1.5.2 Arbres à sève

#### 1.5.2.1 *Essences utilisées*

Il est bien documenté que le bouleau à papier est une espèce très appréciée par le Pic maculé pour construire ses puits de sève (e.g. Eberhardt, 1994 ; Walters *et al.*, 2002 ; Savignac et Machtans, 2006). Cette essence est d'ailleurs autant utilisée dans le paysage aménagé (AM) que dans le paysage naturel (NAT) (Figure 1.9) et son utilisation varie positivement en fonction de sa proportion dans le milieu.

Il existe deux types de puits de sève et les essences végétales choisies par le Pic maculé pour fabriquer chacun d'eux peuvent varier. Tôt au printemps, alors que la sève monte, il creuse les puits de sève dans le xylème des arbres. Plus tard, alors qu'il est en période de couvaison et d'élevage des jeunes, il construit plutôt les puits dans le phloème, alors que la sève redescend (Tate, 1973 ; Tozer, 2010). Or, certains auteurs ont déjà documenté l'utilisation par le Pic maculé de conifères tôt au printemps pour creuser les puits dans le xylème (e.g. Kilham, 1964 ; Tate, 1973). Ce choix serait conséquent d'un écoulement de la sève plus tôt chez les conifères que chez les arbres décidus (Tate, 1973). Nos résultats montrent une plus forte utilisation de sapin baumier dans le paysage aménagé, mais cette utilisation est fonction de sa plus grande proportion dans le milieu (Figure 1.9). En ce sens, les résultats indiquent qu'il utilise davantage le sapin baumier pour ses besoins en sève dans les parcelles résiduelles, mais cette utilisation plus grande ne représente pas une sélection plus forte. Il est toutefois possible que le Pic maculé tire avantage à s'installer dans les zones où il y a une présence accrue d'espèces conifériennes, et ce, particulièrement lors de l'arrivée au printemps alors que les besoins énergétiques sont importants et que les basses températures printanières limitent l'activité des

arthropodes valorisant ainsi l'apport énergétique par la consommation de sève. Il est même permis d'envisager que la présence accrue de conifères pourrait alors représenter un indice visuel pour le choix des sites au printemps. D'autre part, le Pic à nuque rouge (*Sphyrapicus nuchalis*, l'équivalent du Pic maculé dans l'ouest du pays), est réputé pour son utilisation du saule comme arbre à puits de sève du phloème (Daily *et al.*, 1993). L'aulne est également une autre espèce végétale reconnue comme étant fortement utilisée par le Pic maculé (Savignac et Machtans, 2006). Il est donc possible que le Pic maculé tire également avantage de la présence des bouquets de saules et d'aulnes présents dans les parterres de coupe en régénération. Il est toutefois à noter qu'il ne peut profiter de cette ressource seulement qu'à partir d'un certain nombre d'années après la coupe (i.e. le temps que ces essences atteignent une taille suffisante à leur exploitation comme arbre à sève).

L'état des arbres à sève pourrait également influencer la qualité de la sève, particulièrement celle du phloème où les arbres comportant des signes de déclin procureraient une sève de meilleure qualité (Kilham, 1964 ; Eberhardt, 2000). Dans notre cas, la proportion d'arbres à sève récents et de stade de dégradation  $\geq 2$  (i.e. comportant certains signes de détérioration, voir Tableau 1.2) est de 96 % (49/51) dans le paysage aménagé et 100% (84/84) dans le paysage naturel.

#### 1.5.2.2 Répartition des arbres à sève par rapport au nid

Tant dans le paysage aménagé (AM) que dans le paysage naturel (NAT), le nombre d'arbres à sève n'est pas plus élevé autour de l'arbre de nidification que dans le reste du paysage. D'autre part, la distance séparant les arbres à sève et les nids n'est pas, non plus, différente d'un paysage à l'autre. Tozer *et al.* (2011) ont également noté une distance semblable entre deux types de forêt où ceux-ci ne procuraient toutefois pas les mêmes succès de nidification au Pic maculé. À la lumière de ces résultats, l'abondance et la répartition des arbres à sève dans le



milieu ne semblent pas être une contrainte à la nidification du Pic maculé dans les parcelles résiduelles linéaires.

### 1.5.3 Autres facteurs

L'évaluation de la qualité d'un habitat par la mesure directe d'attributs exige certes la bonne connaissance des ressources nécessaires aux individus, mais il est également important de considérer les contraintes possibles à l'exploitation de ces ressources (Johnson, 2007). Or, dans le paysage aménagé, l'emplacement de certains arbres de nidification à l'orée des ouvertures des parterres de coupe et l'utilisation d'arbres à sève situés directement dans le parterre de coupe en régénération pourraient accentuer le risque de prédation, à la fois des adultes, mais aussi des jeunes.

La prédation par des oiseaux de proie pourrait constituer un réel danger pour les adultes utilisant le parterre de coupe. Ceci expliquerait peut-être la raison pour laquelle les individus que nous avons observés volent presque exclusivement en rase motte, à quelques centimètres au-dessus de la régénération. Götmark and Unger (1994) avaient toutefois observé que les pics étaient moins vulnérables à la prédation par les faucons que d'autres passereaux. De plus, Bélisle et Desrochers (2002) avaient remarqué que le Pic chevelu s'aventurait plus loin dans les ouvertures que les autres espèces étudiées. Ces auteurs faisaient également remarquer que la vulnérabilité à la prédation par les rapaces augmentait en fonction du poids corporel de la proie jusqu'à un maximum pour ensuite diminuer. En raison de son poids plus élevé que d'autres espèces, le Pic chevelu semblait ainsi moins vulnérable. Toutefois, certaines autres espèces plus grosses que le Pic chevelu se montraient plus timides dans leur utilisation des ouvertures. Ce qui suggérait une interaction entre la spécificité d'espèce et la taille corporelle pour expliquer la vulnérabilité à la prédation (Bélisle et Desrochers, 2002). Le Pic maculé pourrait, à l'instar du Pic chevelu, être moins vulnérable à la prédation et davantage disposé à utiliser les milieux ouverts.

En somme, cette étude suggère qu'au-delà de la perte nette d'habitat et de la fragmentation du paysage, la composition et la structure de la végétation des parcelles résiduelles offrent les substrats nécessaires à la reproduction et à l'alimentation en sève du Pic maculé. Toutefois, la disponibilité de substrats de nidification pourrait être réduite à plus ou moins long terme, notamment en raison du plus fort taux d'infection par le champignon responsable de la maladie de la carie blanche. Il est cependant difficile d'évaluer si les gros peupliers faux-tremble qui ne sont pas encore affectés par le polypore du tremble représentent un bassin suffisant pour maintenir à plus long terme la disponibilité d'arbres potentiels pour la nidification du Pic maculé. Notons également que leur abondance n'est pas le seul critère à considérer puisque ces arbres potentiels de nidification devraient aussi être répartis dans l'habitat (pour respecter les territoires de nidification) et qu'ils devraient se retrouver dans des sites où la densité de gros peupliers est plus forte. De plus, les parcelles résiduelles des bandes riveraines pourraient être affectées par l'activité du castor, qui prélève une bonne partie des arbres potentiels pour la nidification du Pic maculé. Enfin, la plus forte menace vient de l'actuelle réglementation où les séparateurs secs peuvent être entièrement récoltés lorsque la régénération des parterres de coupe adjacents à ces parcelles résiduelles atteint 3 mètres de hauteur. La perte de ces parcelles pourrait fortement affecter la disponibilité d'habitat pour les populations locales de pics maculés dans les paysages aménagés, car aucune rétention d'arbres potentiels de nidification des pics n'est faite dans les parterres de coupes.

## 1.6 Figures

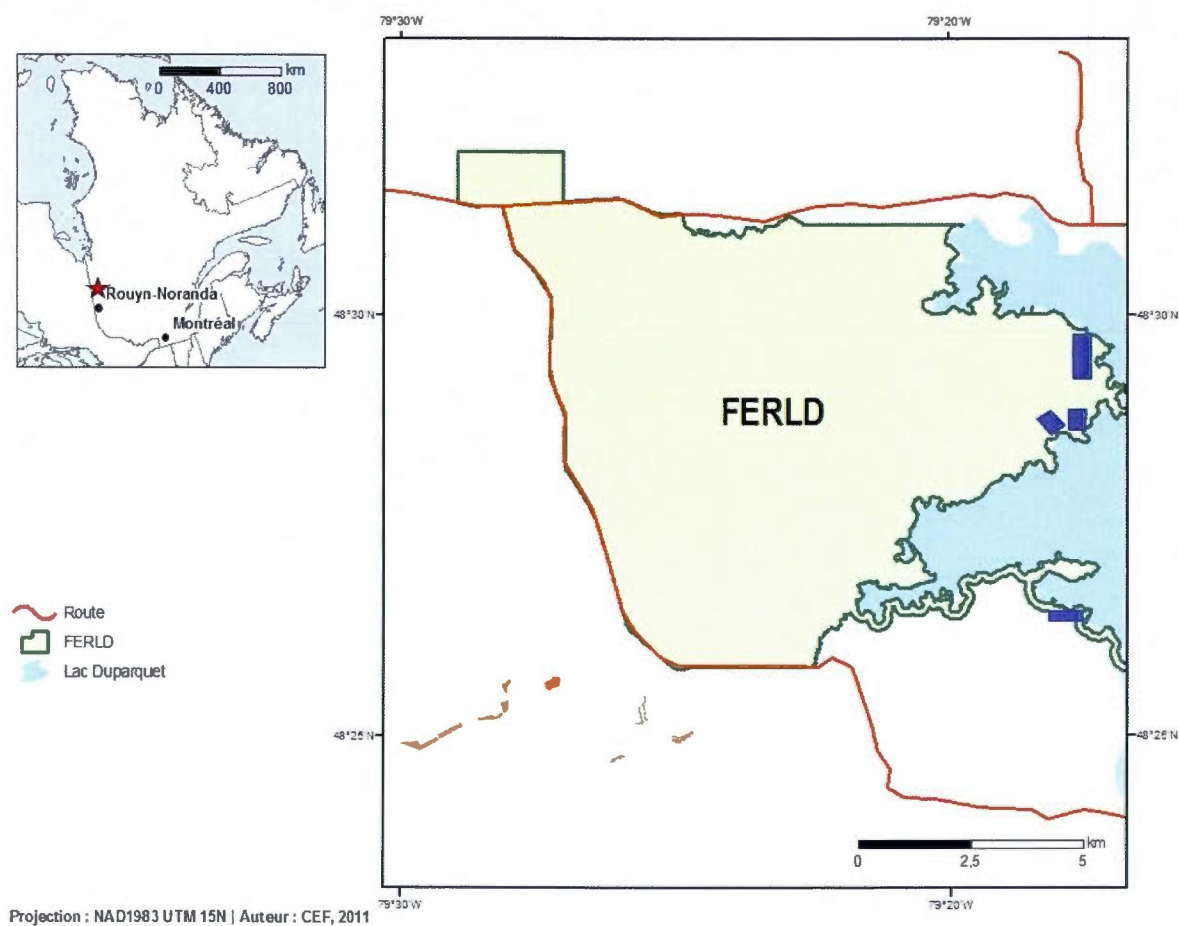


Figure 1.1 Localisation de la Forêt d'enseignement et de recherche du lac Duparquet (FERLD).

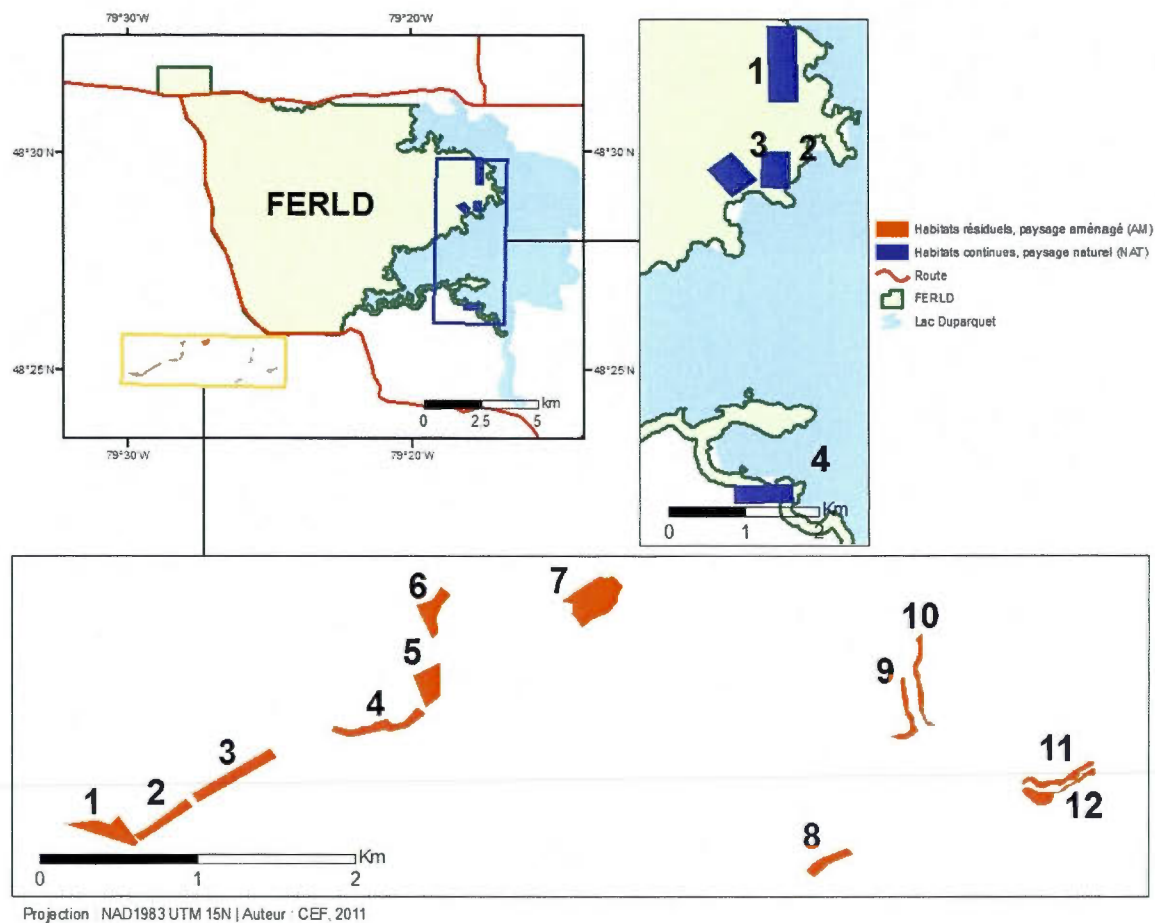


Figure 1.2 Localisation des 12 placettes résiduelles du paysage aménagé (AM) et des 4 placettes de la forêt du paysage naturel (NAT).





Figure 1.3 Vue satellitaire de la disposition des 12 placettes résiduelles du paysage aménagé (AM).

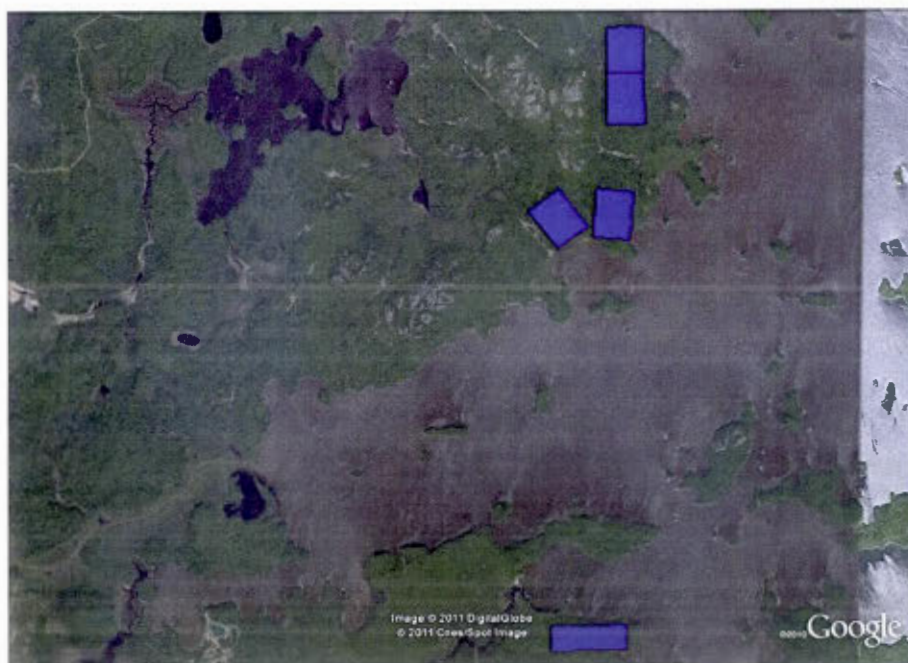
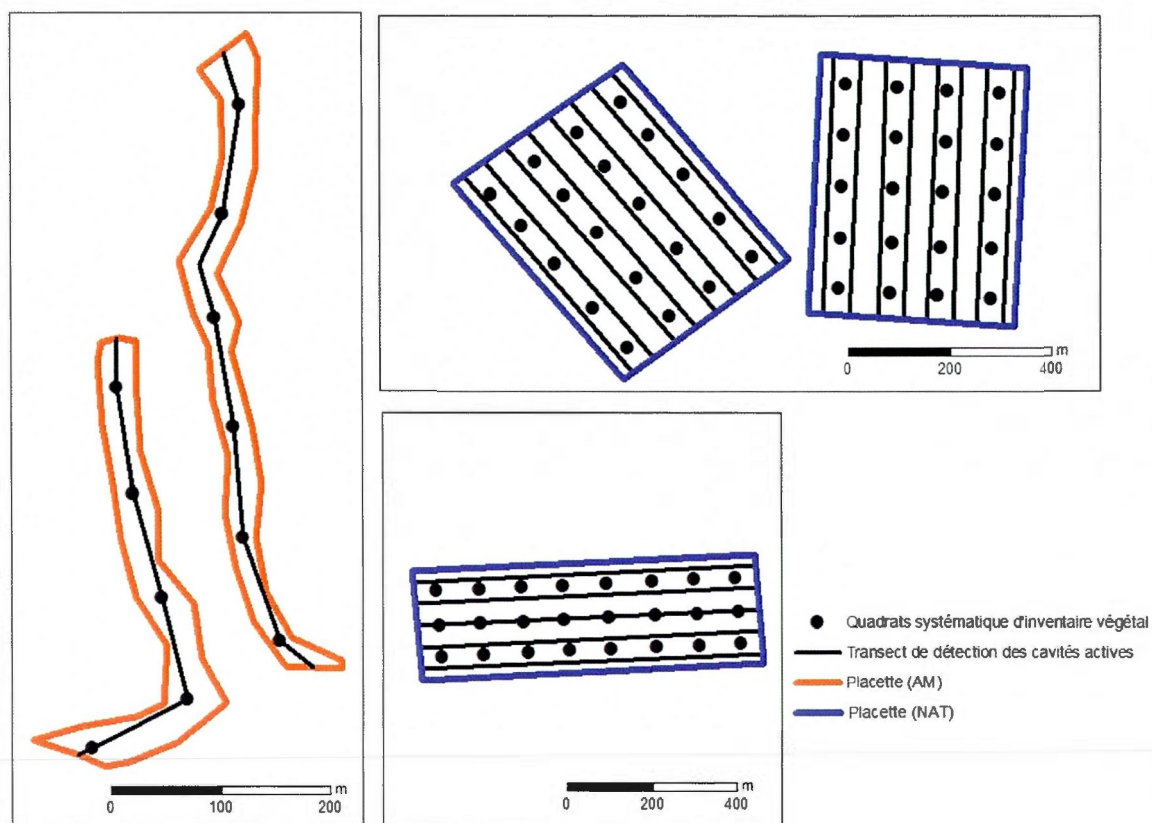


Figure 1.4 Vue satellitaire de la disposition des 4 placettes de la forêt du paysage naturel (NAT).



Projection : NAD1983 UTM 15N | Auteur : CEF, 2011

Figure 1.5 Exemple de transect et de quadrat systématique d'inventaire végétal dans les placettes du paysage aménagé (AM) et du paysage naturel (NAT).



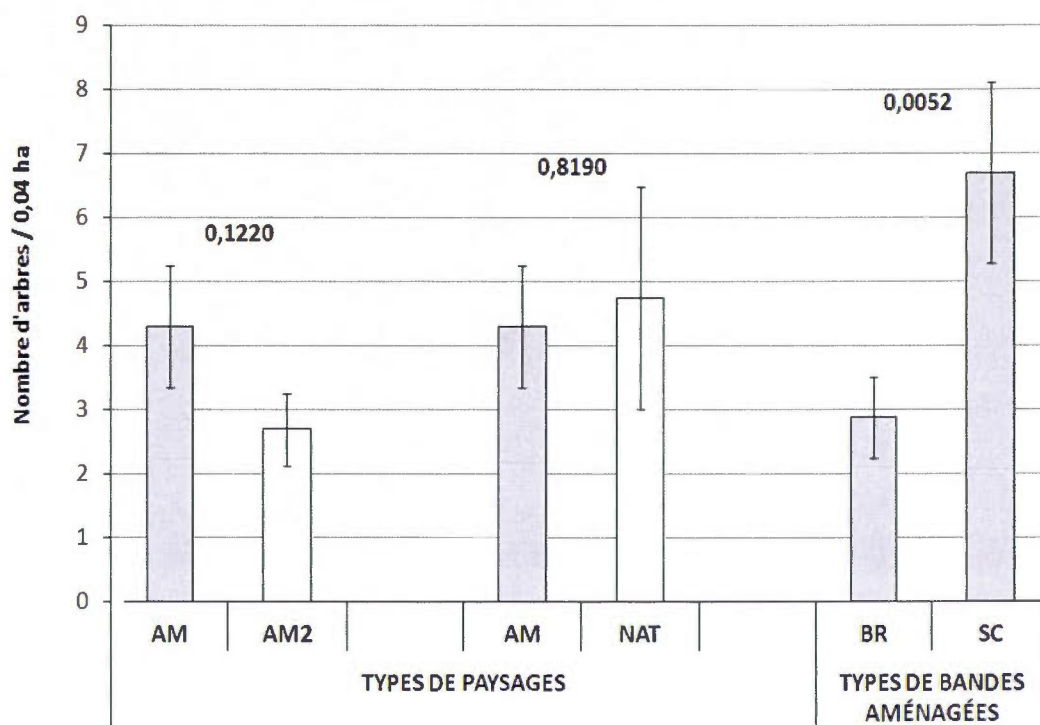


Figure 1.6 Nombre d'arbres potentiels de nidification (i.e. peuplier faux-tremble de stade de dégradation 1 ou 2 (voir Tableau 1.2), dhp  $\geq 20$  cm, avec ou sans la présence de sporophores du polypore du tremble) par quadrat systématique (0,04 ha) selon différents types de paysages et de types de parcelle résiduelle du paysage aménagé. Les types de paysage sont : 1) parcelles résiduelles linéaires du paysage aménagé (AM), 2) parcelles résiduelles linéaires présentes dans le reste du territoire aménagé (AM2), et 3) forêt soumise à des perturbations naturelles (NAT). Les types de parcelle résiduelle du paysage aménagé sont : 1) les bandes riveraines (BR) et 2) les séparateurs de coupe (SC). Les valeurs de p apparaissent au-dessus des histogrammes. Les barres d'erreurs représentent les erreurs types.

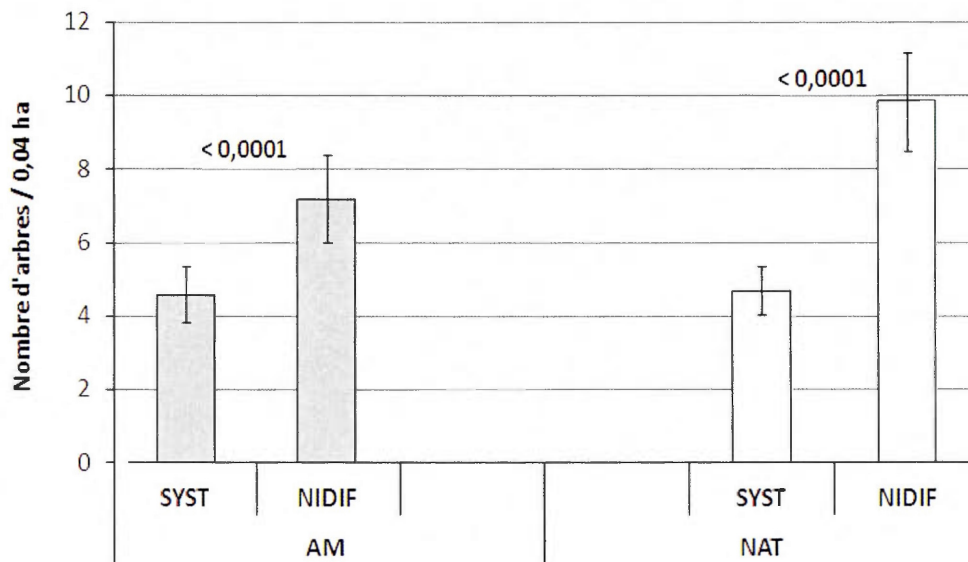


Figure 1.7 Nombre d'arbres potentiels de nidification (i.e. peuplier faux-tremble de stade de dégradation 1 ou 2 (voir Tableau 1.2), dhp  $\geq 20$  cm, avec ou sans la présence de sporophores du polypore du tremble) selon le type de quadrat de 0,04 ha (i.e quadrat systématique (SYST) et quadrat de nidification (NIDIF)) dans le paysage aménagé (AM) et dans le paysage naturel (NAT). Les valeurs de p apparaissent au-dessus des histogrammes. Les barres d'erreurs représentent les erreurs types.

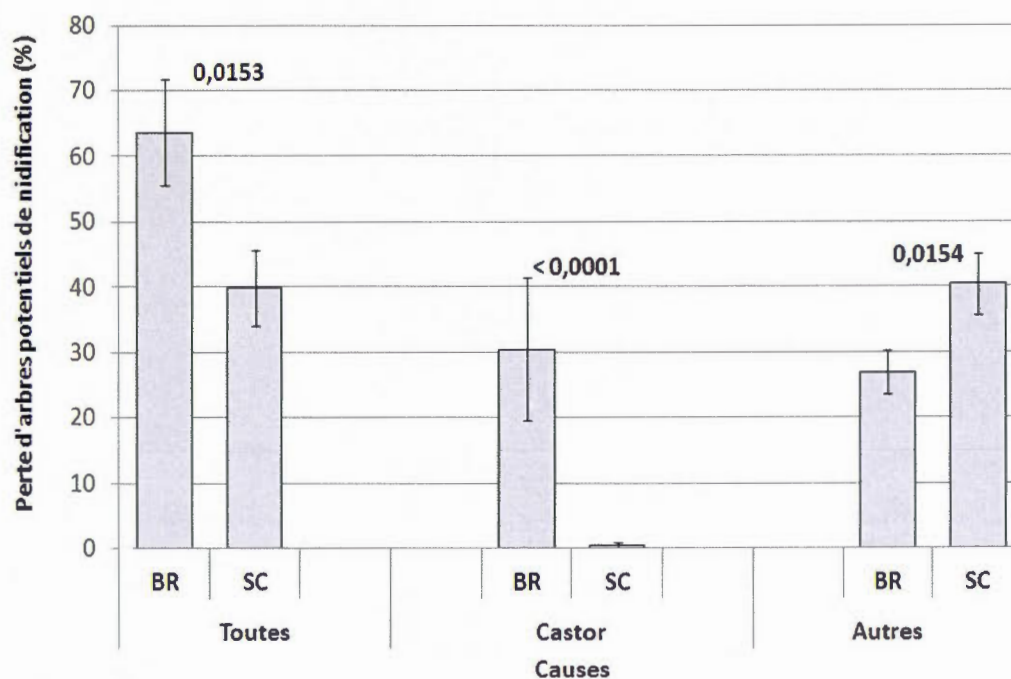


Figure 1.8 Comparaison du pourcentage d'arbres potentiels de nidification (i.e. peuplier faux-tremble, dhp  $\geq 20$  cm) qui sont tombés au sol dans les bandes riveraines (BR) et les séparateurs de coupe (SC) du paysage aménagé, selon les causes de chutes : 1) Toutes : toutes les causes, 2) Castor : à cause du castor, et 3) Autres : autres causes (vent, coupe partielle industrielle ou coupe opportuniste par la population locale). Les valeurs de p apparaissent au-dessus des histogrammes. Les barres d'erreurs représentent les erreurs types.

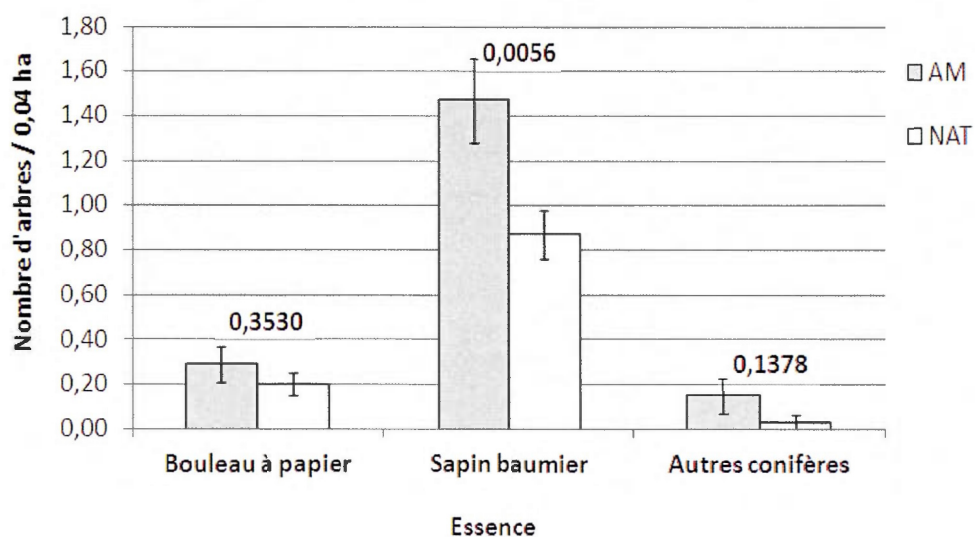


Figure 1.9 Comparaison du nombre d'arbres utilisés comme arbre à sève selon trois catégories d'essence : 1) bouleau à papier, 2) sapin baumier et 3) autres conifères (épinette blanche, épinette noire et pin gris), entre le paysage aménagé (AM) et le paysage naturel (NAT). Notons que la plus grande proportion de l'essence dans les quadrats explique sa plus grande utilisation en ce qui concerne le bouleau à papier ( $\beta=3,29$ ;  $p\text{-value}<0,0001$ ) et le sapin baumier ( $\beta=3,99$ ;  $p\text{-value}<0,0001$ ). De plus, dans le cas du bouleau à papier et du sapin baumier, la variable *proportion de l'essence* est fortement corrélée ( $>0,850$ ) à l'interaction *proportion de l'essence : type de paysage*. Les valeurs de p apparaissent au-dessus des histogrammes. Les barres d'erreurs représentent les erreurs types.

## 1.7 Tableaux

Tableau 1.1 Type de parcelle résiduelle linéaire, superficie et nombre de nids actifs du Pic maculé, trouvés entre 2008 et 2011, dans chacune des placettes du paysage aménagé (AM) et du paysage naturel (NAT). Les types de parcelle résiduelle sont : séparateur de coupe (SC) ou bande riveraine (BR)

Paysage	Placette	Type de bande	Superficie (ha)	Nombre de nids actifs				
				2008	2009	2010	2011	Totaux
AM	1	SC	3,58	2	2	1	1	6
	2	SC	2,48	2	2	3	1	8
	3	SC	3,96	2	2	1	1	6
	4	BR	2,88	2	2	2	1	7
	5	SC	2,93	1	0	3	3	7
	6	SC	2,88	2	4	2	1	9
	7	BR	3,51	3	3	2	2	10
	8	SC	1,73	1	1	1	1	4
	9	BR	1,66	NA	NA	2	1	3
	10	BR	1,76	NA	NA	0	0	0
	11	BR	1,77	NA	NA	1	1	2
	12	BR	1,99	NA	NA	0	1	1
Totaux			31,13	15	16	18	14	63
NAT	1	NA	40	8	11	7	8	34
	2	NA	20	4	4	4	2	14
	3	NA	20	4	6	4	5	19
	4	NA	20	6	7	6	6	25
Totaux			100	22	28	21	21	92



Tableau 1.2 Stades de dégradation des arbres\*

Stade	Définition
1	Vivant et en santé, > 95 % du feuillage, aucun signe de détérioration
2	En déclin, entre 95 % et 20 % du feuillage, avec signes de détérioration
3	Sénescent, <20 % du feuillage
4	Mort récente, bois dur, écorce ferme, 0 % de feuillage vivant, peut avoir des feuilles mortes, présence de petites branches, non tronqué
5	Bois dur, écorce ferme, absence complète de feuillage, absence de petites branches, non tronqué
6	Bois dur, écorce qui décolle, arbre tronqué, > 50% de sa hauteur lorsque comparé à même essence de même DHP
7	Bois mou et décomposé, tronc cassé, < 50% de sa hauteur lorsque comparé à même essence de même DHP
8	Souche, < 2m

\*Cette liste est tirée de Imbeau et Desrochers (2002b).

Tableau 1.3 Nombre d'arbres à sève (avec leur dhp moyen) selon l'essence végétale, utilisés par 9 couples de Pic maculé dans le paysage aménagé (AM) et par 14 couples dans le paysage naturel (NAT)

	AM	NAT
<b>Nombre de couples nicheurs</b>	9	14
<b>Nombre d'arbres à sève trouvés</b>	32	29
	Bouleau à papier	21 (17,7)
<b>Nombre d'arbres par essence (dhp moyen, cm)</b>	Aulne rugueux	10 (4,20)
	Saules sp.	1 (4,25)
		0

Tableau 1.4 Densité (nids/ha) et distance (m) des nids les plus proches entre le paysage aménagé (AM) et le paysage naturel (NAT)

	AM			NAT			p-value
	Moy	(SE)	n	Moy	(SE)	n	
Densité (Nb. de nids/ha)	0,58	(0,07)	38	0,23	(0,02)	16	< 0,001
Distance entre nids (m)	194,19	(22,28)	56	168,47	(30,15)	92	0,5057

Tableau 1.5 Nombre de cavités présentent sur les arbres de nidification du Pic maculé et l'âge des cavités actives (récentes ou anciennes) entre le paysage aménagé (AM) et le paysage naturel (NAT)

		AM			NAT			p-value
		Moy	(SE)	n	Moy	(SE)	n	
Nb. de cavités/arbre		2,48	(0,24)	42	1,68	(0,16)	62	0,0049
Âge des cavités utilisées	Ancienne (%)		12,30			8,30		0,3839
	Récente (%)		87,70			91,70		



## CHAPITRE II

### REPRODUCTION ET ALIMENTATION DU PIC MACULÉ (SPHYRAPICUS VARIUS) DANS LES PARCELLES DE FORÊT RÉSIDUELLE D'UN PAYSAGE AMÉNAGÉ EN FORÊT BORÉALE MIXTE DE L'EST DU CANADA

Bédard, Simon<sup>[1]</sup> et Drapeau, Pierre<sup>[1]</sup>.

[1] Université du Québec à Montréal, Département des sciences biologiques, Centre d'étude de la Forêt (CEF), Chaire industrielle CRSNG UQAT-UQAM en aménagement forestier durable.





## 2.1 Résumé

La présente étude a examiné la qualité de l'habitat résiduel d'un paysage aménagé par la coupe extensive pour le Pic maculé, au moyen de cinq paramètres de reproduction, soient : la taille des nichées, la date d'éclosion, le succès d'éclosion, la durée de la nidification et le nombre de jeunes atteignant l'âge d'envol. Ces paramètres démographiques dans les parcelles résiduelles d'un paysage aménagé par la coupe forestière ont été comparés à ceux mesurés dans une forêt d'un paysage soumis aux perturbations naturelles. Ces données ont été recueillies pendant quatre étés en effectuant des visites successives à l'intérieur des cavités à l'aide de caméras. Ces suivis ont également permis d'évaluer le taux de prédation. De plus, nous avons réalisé des suivis du comportement de nourrissage par les adultes au nid. Chaque suivi d'environ une heure, réalisé à l'aide d'un télescope et d'une caméra vidéo, a permis de calculer la fréquence à laquelle les adultes rapportent la nourriture aux oisillons, ainsi que la grosseur des bols alimentaires rapportés. Ces suivis ont également permis de documenter les patrons spatiaux de déplacement des adultes dans leur recherche de nourriture. Les résultats montrent que le succès reproducteur du Pic maculé dans les parcelles résiduelles du paysage aménagé est comparable à celui de la forêt du paysage naturel pour l'ensemble des cinq paramètres mesurés. Le taux de prédation est également comparable. De plus, la fréquence de nourrissage des oisillons et la grosseur des bols rapportés aux nids par les adultes ne montrent pas de différences entre les deux types de paysages. Enfin, les patrons de déplacement des adultes dans leur quête de nourriture sont également similaires entre les deux paysages. Ces résultats indiquent que le Pic maculé utilise de façon opportuniste les parcelles résiduelles des paysages aménagés et que celles-ci sont en mesure de contribuer au maintien des populations locales de Pic maculé de notre secteur d'étude. Le Pic maculé continue ainsi à jouer un rôle fonctionnel important comme pourvoyeur de cavités pour les autres espèces utilisatrices de petites cavités dans le paysage aménagé.

**Mots clés : Pic maculé, paysage aménagé, qualité d'habitat, succès de reproduction, alimentation.**



## 2.2 Introduction

Dans plusieurs écosystèmes à travers le monde, les pics sont considérés comme des espèces clés, particulièrement parce qu'ils creusent des cavités qui seront disponibles à d'autres utilisateurs incapables d'excaver leurs propres cavités de nidification (Martin *et al.*, 2004 ; Blanc et Walters, 2008 ; Cockle *et al.*, 2011). Certaines populations d'oiseaux et de mammifères peuvent ainsi être limitées par la disponibilité de cavités (Cockle *et al.*, 2011). Dans certaines régions du globe, la présence de cavités est principalement due à des processus naturels, tandis qu'en Amérique du Nord, la disponibilité de cavités de nidification est principalement associée aux activités d'excavation des pics (Cockle *et al.*, 2011). Au Québec, en forêt boréale mixte, 99% des cavités utilisées sont fabriquées par les pics (Cadieux, 2012). Dans la forêt boréale nord-américaine, ces derniers peuvent être considérés comme des espèces « clés de voute » (keystone), étant au cœur des réseaux d'utilisateurs de cavités (nest webs, sensu Martin et Eadie, 1999). Ils peuvent de plus être considérés comme de bons bio-indicateurs des forêts âgées en vertu de leur association à la dynamique de sénescence et de mortalité des arbres dans les peuplements âgés (Nappi, 2009). Ils constituent donc de bons modèles pour la conservation de la biodiversité (Martikainen *et al.*, 1998 ; Mikusinski *et al.*, 2001 ; Virkkala, 2006 ; Drever et Martin, 2010).

Or, l'aménagement forestier constitue une menace réelle aux populations de pics. Dans certaines régions d'Europe, l'aménagement intensif de la forêt boréale a provoqué le déclin ou l'extirpation de plusieurs espèces (Angelstam et Mikusinski, 1994). Ce phénomène est surtout engendré par la spécialisation de plusieurs espèces de pics pour certains attributs d'habitat (bois sénescant et mort) retrouvés dans les forêts matures et âgées. Le rajeunissement et la fragmentation de la mosaïque forestière entraînent la perte de ces attributs d'habitat qui leur sont essentiels. La perte de bois sénescant et mort (Roberge *et al.*, 2008 ; Tremblay *et al.*, 2009) et de forêts récemment brûlées (Drapeau *et al.*, 2009 ; Nappi et Drapeau, 2009 ; Nappi et Drapeau, 2011), la perte d'arbres de gros diamètre

(Vaillancourt *et al.*, 2008) et la présence de bordures créées par la coupe (Imbeau et Desrochers, 2002a) sont autant de paramètres qui peuvent grandement influencer les populations de pics dans un écosystème aménagé.

En forêt boréale mixte de l'ouest du Québec, le Pic maculé constitue l'excavateur fournissant le plus grand nombre de cavités et les utilisateurs secondaires de petite taille, comme le Grand polatouche et l'Écureuil roux (*Tamiasciurus hudsonicus*), peuvent grandement profiter de la disponibilité des cavités de cette espèce (Cadieux, 2012). Ce pic est réputé généraliste dans ses choix de substrats pour se nourrir (Lawrence, 1967 ; Franzreb, 1983 ; Eberhardt, 2000 ; Savignac et Machtans, 2006 ; Nappi, 2009) et, contrairement à d'autres espèces de pics, il est reconnu pour son utilisation de substrats vivants (Nappi, 2009). Or, Mazgajski et Rejt (2006) ont montré en Europe que même la reproduction d'une espèce abondante, généraliste et moins sensible, comme le Pic épeiche (*Dendrocopos major*), pouvait être affectée par la fragmentation de l'habitat. De plus, Savignac et Machtans (2006) ont remarqué que, dans les forêts boréales mixtes de l'ouest du Canada, le Pic maculé n'utilisait pas les forêts de moins de 60 ans et qu'il était rarement détecté dans les forêts de moins de 90 ans. Dans les forêts aménagées, il sélectionnerait des territoires où les blocs résiduels sont relativement grands (Hannon et Song, 2008). De plus, dans son étude sur des aménagements de coupe en mosaïque dans l'écozone des plaines boréales, Cooke (2009) a observé que le Pic maculé préfère les blocs forestiers plus grands que 5 ha et composés de peuplements matures. Enfin, dans une étude en forêt de feuillus du sud-ouest de l'Ontario, Straus *et al.* (2011) ont observé, de façon surprenante, que des six excavateurs étudiés, le Pic maculé était le seul absent des coupes partielles les plus intenses.

Dans la forêt boréale mixte du Québec, la coupe avec protection de la régénération et des sols (CPRS) retire une bonne partie de la masse forestière (i.e. toutes les tiges commerciales > 9 cm de dhp) en ne laissant essentiellement dans le paysage que de minces superficies résiduelles (< 5 ha) de forêt mature le long des

cours d'eau (bandes riveraines) et entre les blocs de coupe (séparateurs de coupe) (Ministère des Ressources naturelles et de la Faune, 2012).

Pour déterminer la qualité de l'habitat pour une espèce, les paramètres de l'activité reproductrice sont des données coûteuses à récolter (Johnson, 2007). Ils représentent toutefois une voie à privilégier pour établir la capacité d'un type d'habitat à maintenir leurs populations locales (Block et Brennan, 1993 ; Hall *et al.*, 1997 ; Bock et Jones, 2004 ; Johnson, 2007). De plus, la mesure de facteurs causaux tels que la pression de prédation et la disponibilité de nourriture pour les oisillons peut permettre une compréhension des mécanismes en jeu dans les performances reproductrices des espèces à l'étude (Martin, 1998). Par exemple, certains comportements d'alimentation pourraient permettre de mieux cerner les facteurs responsables du succès ou de l'insuccès de l'activité reproductrice. Certains auteurs, comme Lyons (2005), proposent l'observation de certains comportements, comme ceux d'alimentation, pour mesurer la qualité relative d'un habitat. Bien que peu d'études le fassent, une analyse combinée de l'activité reproductrice et de facteurs causaux tels que la pression de prédation et l'alimentation des jeunes permettent non seulement de statuer sur la qualité d'un habitat, mais également de mieux comprendre les mécanismes associés à la productivité des espèces.

Il est reconnu que les deux facteurs les plus déterminants dans le succès de reproduction des oiseaux sont la prédation et la disponibilité de la nourriture (Martin, 1992). Toutefois, les oiseaux nichant dans des cavités semblent moins limités par la prédation en raison de la protection accrue offerte par la cavité (Martin et Li, 1992 ; Deng et Gao, 2005 ; Lampila *et al.*, 2005). L'alimentation pourrait donc représenter le principal facteur limitant de la reproduction chez les oiseaux cavicoles.

Plusieurs études montrent que la performance des parents pour approvisionner les jeunes peuvent affecter la physiologie des oisillons et le succès de reproduction des couples nicheurs (Martin, 1987 ; Nilsson, 1994 ; O'Neill Goodbred et Holmes, 1996 ; Huhta *et al.*, 1999 ; Duguay *et al.*, 2000 ; Naef-Daenzer *et al.*, 2000). Or, la



disponibilité de la nourriture et la performance des adultes à rapporter la nourriture au nid peuvent être influencées par la configuration de l'habitat autour des sites de nidification. Ainsi, la fragmentation et la création d'ouvertures et de bordures peuvent influencer l'abondance des organismes dont se nourrissent les pics (Murcia, 1995 ; Abildsnes et Tommeras, 2000 ; Summerville et Crist, 2003 ; Ulyshen *et al.*, 2004 ; Edman *et al.*, 2008). Cette abondance de la nourriture pourrait alors affecter la fréquence à laquelle les adultes nourrissent les jeunes (O'Neill Goodbred et Holmes, 1996 ; Huhta *et al.*, 1999 ; Naef-Daenzer *et al.*, 2000 ; D'Astous et Villard, 2012). Dans un environnement où la disponibilité de nourriture est forte, les adultes pourraient utiliser moins de temps pour leur propre alimentation et davantage à nourrir les oisillons; ce qui se traduirait par une fréquence d'alimentation des oisillons plus élevée. Les adultes pourraient toutefois choisir de nourrir les jeunes moins souvent, mais avec des bols alimentaires de plus grande qualité (Orians et Pearson, 1979 ; Stephens et Krebs, 1986 ; Grieco, 2002a). D'autre part, plus la distance entre le nid et les sites d'alimentation augmente, plus la grosseur des bols alimentaires rapportés au nid devrait être importante (Stephens et Krebs, 1986). Il importe donc d'examiner, à la fois, la fréquence, mais également la qualité relative des bols rapportés au nid.

Enfin, la configuration spatiale de l'habitat pourrait également influencer la performance des adultes à rechercher et à rapporter la nourriture aux oisillons. Les pics adultes en activité de nourrissage ont un comportement de quête de nourriture avec retour à un point central (i.e. le nid). Dans un tel cas, la forme optimale du territoire de recherche de nourriture devrait tendre à être circulaire (Pyke *et al.*, 1977 ; Orians et Pearson, 1979). Il est donc envisageable que des habitats de nidification relativement étroits et de forme linéaire entourés de milieux adjacents ouverts puissent contraindre la quête alimentaire. C'est d'ailleurs ce qu'ont observé Huhta et Jokimäki (1999), où les couples de Gobe-mouche noir (*Ficedula hypoleuca*), nichant dans la forêt intérieure utilisaient un territoire circulaire autour du nid, tandis que ceux nichant près des bordures utilisaient plutôt un territoire de chasse semi-circulaire pour éviter le milieu ouvert.

Concernant la prédation, on en connaît très peu sur l'identité des prédateurs des nids de pics. Parmi ceux-ci figurent l'Écureuil roux et le *Tamias rayé* (*Tamias striatus*); deux espèces que l'on retrouve sur le territoire à l'étude (obs. pers.).

L'objectif de cette étude est d'évaluer la qualité d'habitat dans parcelles résiduelles d'un paysage aménagé par la coupe totale, pour le Pic maculé, en mesurant les paramètres de l'activité reproductrice et les facteurs susceptibles d'affecter ces paramètres, soit la prédation aux nids et la disponibilité de nourriture pour les oisillons. Nous avons mesuré 1) les paramètres de l'activité reproductrice du Pic maculé dans les parcelles résiduelles du paysage aménagé et les avons comparés à ceux obtenus dans une forêt témoin d'un paysage soumis aux perturbations naturelles. Nous avons également comparé 2) la pression de prédation des nids dans les deux paysages, 3) la fréquence d'alimentation des oisillons, 4) la grosseur des bols alimentaires rapportés au nid par les adultes, et 5) l'utilisation spatiale des adultes autour du nid dans leur recherche de nourriture. Nous prévoyons que, dans les parcelles résiduelles, l'activité reproductrice du Pic maculé serait plus faible en raison d'une pression de prédation aux nids plus élevée, et d'une fréquence d'alimentation des jeunes plus faible liée à de plus longues distances parcourues par les adultes pour rechercher la nourriture. Nous avons également prévu que les adultes rapporteront de plus petits bols alimentaires dans les parcelles résiduelles dû à une plus faible disponibilité de la nourriture. Enfin, nous avons prévu que les adultes utiliseraient un territoire rectiligne de recherche de nourriture correspondant à l'orientation des parcelles résiduelles, restreignant ainsi leur recherche à la forêt présente dans les parcelles résiduelles.

## 2.3 Méthodes

### 2.3.1 Aire d'étude

L'étude s'est déroulée en forêt boréale mixte de l'Abitibi, entre 2008 et 2011, à environ 45 km au nord de Rouyn-Noranda, dans la zone de la Forêt d'enseignement et de recherche du Lac Duparquet (FERLD) (Figure 2.1) (~48°30' N, 79°22' O). Cette zone se situe dans le domaine bioclimatique de la sapinière à bouleau blanc (Robitaille et Saucier, 1998). On y retrouve une physiographie généralement ondulante avec une présence de basses terres et de dépressions où les dépôts de surface sont principalement composés d'argile glacio-lacustre (Vincent et Hardy, 1977 ; Harvey et Leduc, 1999). La dynamique forestière y est principalement influencée par le régime des feux (Dansereau et Bergeron, 1993 ; Bergeron *et al.*, 2004), mais les maladies et les épidémies d'insectes, notamment la tordeuse des bourgeons de l'épinette, façonnent également la mosaïque forestière (Morin *et al.*, 1993). La température moyenne, à La Sarre, est de 0,7°C, tandis que les précipitations annuelles moyennes et les chutes de neige annuelles moyennes sont respectivement de 889,8 mm et de 246,3 cm (Environnement Canada, 2011). La saison de croissance est relativement courte et ne dure qu'entre 150 et 160 jours (Harvey et Leduc, 1999). Le peuplier faux-tremble (*Populus tremuloides*), le peuplier baumier (*Populus alba*), le bouleau à papier (*Betula papyrifera*) et le pin gris (*Pinus banksiana*) sont les principales espèces pionnières, tandis que des espèces tolérantes à l'ombre comme le sapin baumier (*Abies balsamea*), l'épinette blanche (*Picea glauca*) et l'épinette noire (*Picea mariana*) prennent place pour former des peuplements mixtes après environ 100 ans (Harvey *et al.*, 2002). Parsemées dans le paysage, les perturbations mineures favoriseront également la présence d'autres espèces intolérantes à l'ombre comme le thuya occidental (*Thuja occidentalis*) (Bergeron, 2000 ; Chen et Popadiouk, 2002 ; Harvey *et al.*, 2002).

### 2.3.2 Les deux types de paysage

Le paysage aménagé (AM) est situé au sud-ouest des limites de la Forêt d'enseignement et de recherche du Lac Duparquet (FERLD) (Figure 2.2). Il consiste en une zone où une importante partie de la matrice forestière a été récoltée depuis environ les trente dernières années (Harvey et Leduc, 1999). À cet endroit, le couvert forestier (>70 ans avec arbres >12 m de hauteur) est de 27% (Ouellet-Lapointe, 2011). Le couvert forestier mature occupe donc une faible superficie et il est fortement fragmenté en étant principalement concentré dans des parcelles résiduelles linéaires le long des cours d'eau (bandes riveraines) et entre les blocs de coupe (séparateurs de coupe). Ces peuplements mixtes résiduels proviennent du feu de 1923 et sont donc âgés de 89 ans (Dansereau et Bergeron, 1993 ; Bergeron *et al.*, 2004 ; Ouellet-Lapointe, 2011). Nous y avons disposé 12 placettes de forme variable (en fonction de la forme des parcelles résiduelles) (Figure 2.2). Les longueurs varient entre 199 m et 856 m ( $\mu = 481$  m) et les largeurs varient entre 34 m et 156 m ( $\mu = 76$  m), pour une superficie totale de 31 ha (Figure 2.2 et Tableau 2.1). Les 12 placettes sont constituées de six bandes riveraines et de six séparateurs de coupe (Tableau 2.1). Provenant de coupes âgées d'environ dix à vingt ans, les parterres en régénération qui délimitent les parcelles résiduelles étudiées atteignent aujourd'hui une hauteur d'environ 3 à 4 m (obs. pers.). À ce stade de régénération, le gouvernement québécois prévoit que les parcelles résiduelles, laissées lors de la coupe, devraient être récupérées (Ministère des Ressources naturelles et de la Faune, 2012).

Le paysage naturel (NAT), agissant comme témoin, est situé à l'intérieur des limites de la FERLD (Figure 2.2). Il est représenté par une forêt soumise presque exclusivement aux seules perturbations naturelles. Dans le cadre d'un projet plus vaste, nous y avons établi trois placettes rectangulaires de 20 ha (placette 2, 3 et 4) et une placette de 40 ha (placette 1) pour une superficie totale de 100 ha (Figure 2.2 et Tableau 2.1). Elles sont également disposées dans des peuplements mixtes issus des feux de 1870 (placettes 1, 2 et 3) et 1916 (placette 4) qui sont âgés

respectivement de 142 et 96 ans. Ces placettes du paysage naturel (NAT) sont donc de composition végétale similaire aux placettes du paysage aménagé (AM), puisque l'établissement de peuplement mixte se détecte aux alentours de 100 ans dans cette région. Certaines portions provenant des feux de 1870 ont subi des coupes partielles entre 1926 et 1945 (Harvey et Leduc, 1999). Le couvert forestier (>70 ans avec arbres >12 m de hauteur) y est de 60% (Ouellet-Lapointe, 2011). Les deux types de paysage (AM et NAT) sont distants d'un peu plus de 8 km (Figure 2.2).

### 2.3.3 Paramètres de reproduction

Pendant quatre étés, de 2008 à 2011, nous avons effectué une recherche systématique des nids actifs de Pic maculé dans les deux types de paysages (AM et NAT). La recherche s'est effectuée en parcourant des transects linéaires. Dans le paysage aménagé (AM), un seul transect a été établi au centre de chaque placette où la longueur du transect variait selon la longueur de la placette (Figure 2.3). Dans le paysage naturel (NAT), les transects ont été établis sur la longueur des placettes et séparés chacun de 50 m, à partir de 25 m de la bordure des placettes (Figure 2.3). Vers la mi-mai, alors que le Pic maculé creuse sa cavité, la recherche se concentrait sur les indices sonores et visuels fournis par les individus adultes ainsi que sur la présence au sol de copeaux d'excavation (Martin et Eadie, 1999 ; Dudley et Saab, 2003). À partir de la mi-juin, alors que l'éclosion avait eu lieu, il était possible d'entendre les oisillons quémander en plus de repérer les adultes en activité de nourrissage (Martin et Eadie, 1999 ; Dudley et Saab, 2003). Un nid était considéré actif s'il contenait au moins un œuf ou un oisillon (Martin et Eadie, 1999 ; Aitken et Martin, 2004). À l'aide d'une caméra montée sur une perche télescopique (TreeTop Peeper™, Sandpiper Technologies, Manteca, Californie), nous avons visité l'intérieur de chaque cavité en moyenne 7,69 fois durant la période de nidification (i.e. environ à tous les 4 jours). À chaque visite, nous y avons noté 1) le nombre d'œufs et d'oisillons, 2) les caractéristiques permettant d'évaluer l'évolution de la nichée (i.e. les traces de prédation, l'usurpation par une autre espèce et la présence



d'œufs infertiles), et 3) les caractéristiques physiques et comportementales des jeunes (stades de développement des oisillons).

Ces inventaires systématiques aux nids ont permis de mesurer différents paramètres de la reproduction du Pic maculé. Premièrement, la taille de la ponte représente le nombre d'œufs avant l'éclosion et a été mesurée par l'observation 1) du même nombre d'œufs suite à au moins deux visites consécutives ou 2) du nombre de jeunes vivants additionné au nombre d'œufs non éclos ou 3) du même nombre d'œufs que le nombre de jeunes après éclosion ou 4) du nombre d'œufs si celui-ci était plus élevé que le nombre de jeunes vivant après l'éclosion. Les nids victimes de prédation avant que la ponte soit terminée n'ont pas été considérés puisque le but était de constater la capacité totale de ponte.

Deuxièmement, dans le cas d'espèces migratrices comme le Pic maculé, la date d'arrivée et d'installation dans un habitat pourrait représenter un bon indice de la préférence pour un type d'habitat donné (Robertson et Hutto, 2006). La plupart des individus arrivent avant que les activités d'échantillonnage aient pu être entreprises. Nous avons donc utilisé la date d'éclosion des œufs comme étant un paramètre pouvant être corrélé à la date de formation des couples dans l'habitat. La date d'éclosion a été déterminée par 1) l'observation directe de l'éclosion ou 2) la déduction des dates d'éclosion en fonction des comportements et des caractéristiques physiques des jeunes à l'intérieur du nid (nous avons préalablement établi une table des comportements et des caractéristiques physiques (stades de développement) des jeunes depuis leur éclosion, élaborée à partir des nids dont les dates d'éclosion étaient connues) ou 3) la date d'envol (lorsque celle-ci était connue) moins la durée moyenne de la nidification (i.e. élevage des oisillons après éclosion) pour l'ensemble de l'aire d'étude. La date d'envol fut déterminée par 1) l'observation directe de l'envol ou 2) par la date médiane entre la dernière visite avec présence de jeunes et la dernière visite avec un nid vide sans traces de prédation.

Troisièmement, le succès d'éclosion représente le nombre de jeunes après l'éclosion divisé par la taille de la ponte, multiplié par 100. Quatrièmement, la durée de la nidification est la date d'envol moins la date d'éclosion, seulement pour les nids dont les deux dates étaient connues. Enfin, la productivité représente le nombre de jeunes vivants à 80% de la durée du cycle de nidification spécifique à chaque nid.

#### 2.3.4 Pression de prédation des nids

En plus de documenter les traces de prédation à chacune des visites à la caméra (voir section 2.3.3), nous avons estimé l'abondance de l'Écureuil roux et du *Tamia* rayé dans les différentes placettes des deux paysages. À l'été 2011, nous avons parcouru, à deux reprises, les mêmes transects linéaires que pour la détection des cavités actives (Figure 2.3). Nous avons noté les cris ou la détection visuelle de l'Écureuil roux et du *Tamia* rayé. Le champ d'écoute a été restreint à une bande de 17 m, soit la bordure de la parcelle résiduelle la plus étroite. Afin d'éviter la double détection d'un même individu, plusieurs cris entendus dans un rayon de moins de 17 m et/ou de façon soutenue en une série répétitive ont été notés comme un seul cri. De plus, puisque les différents transects du paysage naturel (NAT) sont relativement rapprochés les uns des autres, seulement un transect sur deux a été utilisé pour cet inventaire dans le paysage naturel (NAT). Le paysage aménagé (AM) n'engendre pas ce problème puisqu'un seul transect était présent dans chaque placette (Figure 2.3). Seules les données d'Écureuil roux ont finalement été analysées puisque nous n'avons détecté la présence que d'un seul individu de *Tamia* rayé pour l'ensemble de l'inventaire.

#### 2.3.5 Fréquence d'alimentation et grosseur des bols alimentaires

En 2010 et 2011, des suivis d'alimentation des adultes nourrissant les jeunes au nid ont été effectués entre la mi-juin (suite à l'éclosion) et la mi-juillet (avant l'envol des jeunes hors du nid). Chaque suivi a duré environ une heure. Ils ont été effectués

à l'aide d'un télescope pointé sur l'ouverture de la cavité et réglé à une magnitude entre 40X et 60X, selon la distance entre l'observateur et le nid. En 2011, les suivis ont été enregistrés en vidéo numérique à l'aide d'une caméra installée sur le télescope. Après l'installation du matériel, une période d'attente de 5 minutes a été respectée pour s'assurer que les parents se comportaient selon un rythme normal de nourrissage (Tozer *et al.*, 2011). À chaque nourrissage, nous avons noté 1) le temps, 2) le sexe du parent, 3) la sortie de sacs fécaux et 4) la grosseur du bol alimentaire rapporté au nid. La grosseur du bol alimentaire a été évaluée selon la classification de Schaefer *et al.* (2004), modifiée par Tozer *et al.* (2011) pour le Pic maculé : *Petit*—Nourriture à peine visible, pointe du bec pratiquement fermée; *Moyen*—Nourriture visible, pointe du bec ouverte; *Gros*—Nourriture déborde sensiblement du bec, pointe du bec nettement ouverte. Seulement les nids pouvant permettre un angle de vue satisfaisant ont pu faire l'objet de suivis et chaque nid sélectionné a fait l'objet d'en moyenne 3 suivis d'alimentation des oisillons.

### 2.3.6 Utilisation spatiale autour du nid pour la recherche de nourriture

En 2011, lors des suivis d'alimentation par les adultes, nous avons, à l'aide d'une boussole, divisé l'espace autour de l'arbre de nidification en huit directions, selon les points cardinaux. Ces huit directions ont servi de points de repère pour noter les orientations des trajectoires empruntées par les adultes, pour la recherche de nourriture, lors de leur sortie du nid. La direction notée était toujours celle par où l'adulte s'envolait sur une longue distance. Par exemple, si l'oiseau, à la sortie du nid, allait se percher sur un arbre près du nid pour ensuite partir à la recherche de nourriture dans une autre direction, c'était cette dernière direction qui était notée. De plus, les angles des trajectoires de retour au nid ont également été notés. Toutefois, avant de revenir nourrir les jeunes au nid, les individus s'arrêtent la plupart du temps à leur principal arbre à sève afin d'y tremper les insectes (obs. pers.). Les trajectoires obtenues sont donc, le plus souvent corrélées, non pas avec la trajectoire d'où l'animal revient de rechercher sa nourriture, mais plutôt la direction

d'où est situé l'arbre à sève. Les angles des trajectoires de retour au nid n'ont donc pas été analysés.

### 2.3.7 Analyses statistiques

#### 2.3.7.1 Paramètres de reproduction

Nous avons analysé cinq paramètres de reproduction, soit 1) la taille de la ponte, 2) la date d'éclosion, 3) le succès d'éclosion, 4) la durée de la nidification, et 5) la productivité. Dans tous les cas, le nid constitue l'unité d'échantillonnage. Pour chacun des cinq paramètres, nous avons utilisé un modèle mixte linéaire avec estimation par vraisemblance restreinte (restricted likelihood) (R package nlme, version 3.1-103) (Pinheiro *et al.*, 2012) avec le *type de paysage* (AM ou NAT) en effet fixe et la *placette* en effet aléatoire. Nous avons également considéré la variable *année*. L'année avait un effet significatif seulement pour la date d'éclosion, sans toutefois comporter d'interaction avec le *type de paysage*. Nous n'avons donc considéré l'*année* que dans l'analyse de la date d'éclosion. Les valeurs prédites et les erreurs types ont été obtenues en respectant la forme hiérarchique du modèle, en utilisant la fonction « predictSE.lme » (R package AICcmodavg, version 1.24) (Mazerolle, 2012). Au cours des quatre années d'étude, 63 nids actifs ont été découverts dans le paysage aménagé (AM) et 92 dans le paysage naturel (NAT) (Tableau 2.1). Toutefois, les effectifs de chaque analyse varient en fonction des informations que nous avons pu recueillir pour chaque nid. Par exemple, un nid trouvé après l'éclosion ne pouvait pas fournir d'information sur la taille de la ponte ni sur le succès d'éclosion ni sur la durée de la nidification.

#### 2.3.7.2 Pression de prédation des nids

Les taux de prédation ont été comparés entre les deux paysages (AM et NAT) selon un modèle mixte généralisé en distribution binomiale avec estimation de la



vraisemblance par la méthode Laplace (R package lme4, version 0.999375-42) (Bates, 2011). La variable réponse est donc binomiale et correspond au fait qu'un nid ait subi ou non au moins une prédation. Le modèle inclut les variables explicatives *type de paysage* et *année*. La variable *placette* constitue l'effet aléatoire.

D'autre part, la relation entre l'abondance d'Écureuil roux et le type de paysage a été analysée à l'aide d'un modèle mixte généralisé en distribution Poisson avec estimation de la vraisemblance par la méthode Laplace (R package lme4, version 0.999375-42) (Bates, 2011). La variable réponse est le nombre d'individus détectés par transect. L'effet fixe est le *type de paysage* et l'effet aléatoire est la *placette*. La longueur de chaque transect a été introduite dans le modèle à l'aide de la fonction *offset*. Les valeurs prédites et les erreurs types ont été obtenues en respectant la forme hiérarchique du modèle, en utilisant la fonction « *predictSE.mer* » (R package AICcmodavg, version 1.24) (Mazerolle, 2012).

#### 2.3.7.3 Fréquence d'alimentation et grosseur des bols alimentaires

La fréquence à laquelle les adultes nourrissent les jeunes a été analysée selon six différentes façons, soient : 1) la fréquence totale, 2) celle des gros bols, 3) celle des moyens bols, 4) celle des petits bols, 5) celle des mâles, et 6) des femelles. Outre l'effet du paysage (AM ou NAT), plusieurs variables pourraient influencer la fréquence de nourrissage. D'abord, il est connu que la fréquence pourrait augmenter durant les deux premières semaines de nidification, atteindre un sommet entre les jours 15 et 20 pour ensuite diminuer (Lawrence, 1967 ; Kilham, 1977 ; Tozer *et al.*, 2011). Nous avons donc considéré le *temps dans le cycle de nidification* sous une forme polynomiale quadratique. Le *temps dans le cycle de nidification* représente le nombre de jour, lors du suivi, s'étant écoulé depuis l'éclosion. Étant donné que la durée de la nidification diffère pour chaque nid, le *temps dans le cycle de nidification* a été exprimé en fonction de la durée totale de la nidification pour chacun des nids (i.e. *temps dans le cycle de nidification* lors du suivi / *durée totale de la nidification d'un nid donnée*). De plus, la fréquence d'alimentation du Pic maculé tendrait à



augmenter de façon linéaire durant la journée (Lawrence, 1967 ; Tozer *et al.*, 2011). Nous avons donc considéré la variable *heure de la journée* comme étant le temps (en minutes) s'étant écoulé entre le début du suivi et le lever du soleil, tel que connu pour la Ville de La Sarre (Ptaff, 2005). D'autre part, le *nombre d'oisillons* au nid lors du suivi pourrait également influencer la fréquence d'alimentation. Enfin, l'*année* a également été considérée. Avant de procéder aux analyses, nous avons soustrait certaines données du jeu initial. Ainsi, dans 0,75% des nourrissages observés, l'individu revenait au nid sans nourriture. Ces passages n'ont pas été comptabilisés dans la fréquence de nourrissage. Nous avons également soustrait les trois suivis où nous suspicions la mort d'un des deux individus adultes (i.e. lorsqu'un des deux adultes participait seul à l'activité de nourrissage pendant toute la période du suivi et qu'aucune présence de l'autre sexe n'était détectée lors des visites ultérieures).

Pour les analyses 2), 3) et 4) concernant les grosseurs des bols alimentaires, seules les données de 2011 ont été utilisées. Pour des raisons logistiques, les suivis ont été effectués par deux observateurs différents dans chacun des deux paysages (AM et NAT). L'évaluation visuelle et spontanée de la grosseur des bols alimentaires pouvait alors comporter un biais d'observateur. Pour pallier à ce problème, les suivis de 2011 ont été enregistrés sur vidéo et revisionnés par le même observateur.

Le jeu de données final est composé, en 2010, de 10 nids qui ont fait l'objet de 37 suivis (AM = 17 suivis sur 5 nids; NAT = 20 suivis sur 5 nids). En 2011, 21 nids ont fait l'objet de 58 suivis (AM = 28 suivis sur 11 nids; NAT = 30 suivis sur 10 nids).

Les six différentes fréquences ont été analysées selon un modèle global mixte généralisé en distribution Poisson avec estimation de la vraisemblance par la méthode Laplace (R package lme4, version 0.999375-42) (Bates, 2011). Ces modèles saturés comprennent l'ensemble des cinq variables : 1) *type de paysage* (AM ou NAT), 2) *temps dans le cycle de la nidification*, 3) *heure de la journée*, 4) *nombre d'oisillons*, 5) *année*. La variable réponse est le nombre de fois où les adultes sont venus nourrir pendant la période d'un suivi. Le temps total des suivis a

été ajouté au modèle avec la fonction `offset` (R package `lme4`, version 0.999375-42) (Bates, 2011). De plus, étant donné que chaque nid a fait l'objet de plusieurs suivis, le *nid* a été ajouté en effet aléatoire et niché dans la *placette* pour respecter la forme hiérarchique du plan d'échantillonnage. La variable *année* n'a pas été considérée dans les trois analyses des fréquences concernant la grosseur des bols puisque seulement les données de 2011 ont été utilisées pour ces trois analyses. Dans certaines analyses, un des deux effets aléatoires (*nid* ou *placette*) a été soustrait puisque leur variance était nulle. Dans les analyses 2) et 6) sur la fréquence des gros bols et celle des femelles, l'algorithme de la méthode Laplace ne permettait pas la convergence du modèle. Pour ces deux analyses, nous avons donc utilisé la méthode de quadrature gaussienne adaptative (AGQ). Pour cette méthode d'estimation, le nombre de points par axes a été défini par la valeur où le log-likelihood se stabilise. Dans les deux cas, il se situait à 10 points. Les valeurs prédites et les erreurs types ont été obtenues en respectant la forme hiérarchique du modèle, en utilisant la fonction « `predictSE.mer` » (R package `AICcmodavg`, version 1.24) (Mazerolle, 2012).

#### 2.3.7.4 Utilisation spatiale autour du nid pour la recherche de nourriture

Nous avons examiné l'utilisation spatiale autour du nid pour la recherche de nourriture selon trois analyses. Premièrement, le test de Rayleigh (R package `circular`, version 0.4-3) (Agostinelli et Lund, 2011) est un test d'hypothèse qui évalue si l'échantillon des angles des trajectoires diffère significativement d'une distribution aléatoire autour du point central (Batschelet, 1981). L'hypothèse nulle est donc que les angles des trajectoires sont distribués de façon aléatoire autour du nid. Ce test se base essentiellement sur le paramètre  $\rho$  de l'échantillon, qui représente la force de convergence des angles. Plus le  $\rho$  s'approche de 0, plus les angles se distribuent aléatoirement. À l'inverse, plus le  $\rho$  s'approche de 1, plus les angles convergent dans la même direction. Le test de Rayleigh évalue donc si le paramètre  $\rho$  est assez élevé pour rejeter l'hypothèse nulle. Dans notre cas, nous n'avons utilisé que huit possibilités de trajectoires. Nous avons donc apporté la correction

pour des données groupées (Batschelet, 1981). Chaque nid a fait l'objet d'un test de Rayleigh indépendant.

D'autre part, ce type de test unimodal pourrait échouer à rejeter l'hypothèse nulle d'une distribution aléatoire dans le cas où les individus empruntent une trajectoire rectiligne selon deux directions opposés (e.g. 90° et 270°) (Batschelet, 1981). Ce qui est particulièrement envisageable dans les parcelles linéaires du paysage aménagé, où les trajectoires de déplacement des individus pourraient emprunter des directions opposées correspondant à l'axe principal d'une parcelle. Dans les cas où le test unimodal ne rejetait pas l'hypothèse nulle, nous avons effectué un test de Rayleigh axial. Ce test permet de détecter, si tel est le cas, ce type de trajectoires opposées mais linéaire et de rejeter l'hypothèse nulle d'une distribution aléatoire (Batschelet, 1981).

Deuxièmement, un test de t nous a permis de vérifier si les valeurs du paramètre *rho* étaient différentes d'un paysage à l'autre (AM vs NAT).

Dans un troisième temps, nous avons évalué si l'angle moyen des trajectoires empruntées par les individus de chaque nid pouvait correspondre 1) à l'angle dans lequel l'ouverture de la cavité se projette et 2) à l'orientation de la parcelle résiduelle, dans le cas du paysage aménagé (i.e. l'angle moyen des trajectoires empruntées par les adultes tend à demeurer dans l'orientation de la parcelle résiduelle et non pas à se diriger vers les parterres de coupes en régénération). La façon de procéder à cette analyse consiste à vérifier si l'angle de l'orientation de la parcelle résiduelle fait partie de l'intervalle de confiance des angles moyens des trajectoires empruntées par les adultes (Batschelet, 1981). Les intervalles de confiance ont été établis au moyen de la fonction *Bootstrap Confidence Intervals* (R package circular, version 0.4-3) (Agostinelli et Lund, 2011).

Pour l'ensemble des analyses circulaires, nous avons exclu certaines données. Lorsque l'adulte sort du nid avec un sac fécal, il l'arque délibérément le sac presque

toujours au même endroit (obs. pers.). Ce comportement ne correspond donc pas à une trajectoire empruntée pour partir à la recherche de nourriture. Les sorties de nid avec des sacs fécaux ont ainsi été soustraites du jeu de donnée analysé. De plus, lorsqu'un individu revenait sans nourriture, son départ précédent n'était pas comptabilisé. Une fois ces données exclues, nous avons recueilli 408 observations réparties sur 11 nids, pour une moyenne de 37,09 observations par nid ( $SE \pm 6,08$ ) dans le paysage aménagé (AM). Pour le paysage naturel (NAT), nous avons réalisé 504 observations sur 10 nids, pour une moyenne de 50,4 observations par nid ( $SE \pm 2,8$ ) (Tableau 2.3 et 2.4). Pour l'ensemble des analyses, le seuil alpha est de 0,05.

## 2.4 Résultats

### 2.4.1 Paramètres de reproduction

Les cinq paramètres de l'activité reproductrice du Pic maculé n'ont montré aucune différence significative entre le paysage aménagé (AM) et le paysage naturel (NAT) (Tableau 2.2). Bien que la taille de ponte et la productivité soient un peu moins élevées dans le paysage aménagé (AM), ces différences ne sont pas significatives. La date d'éclosion moyenne dans les deux types de paysage était exactement la même (163<sup>ième</sup> jour Julien) (Tableau 2.2). De plus, le temps pris par les adultes pour élever les jeunes entre l'éclosion et l'envol était également identique, soit 26,43 jours ( $SE \pm 0,36$ ;  $n = 30$ ) dans le paysage aménagé (AM) et 26,83 jours ( $SE \pm 0,33$ ;  $n = 47$ ) dans le paysage naturel (NAT) (Tableau 2.2).

### 2.4.2 Pression de prédation des nids

La proportion de nids victime d'au moins une prédation était de 14,9% dans le paysage aménagé (AM) et de 13,5% dans le paysage naturel (AM), cette différence n'étant pas significative ( $p\text{-value} = 0,6833$ ).



D'autre part, l'Écureuil roux était légèrement plus abondant dans le paysage aménagé (AM) (3,29 individus/km ;  $SE \pm 0,64$ ) que dans le paysage naturel (NAT) (1,84 individu/km ;  $SE \pm 0,45$ ) ( $p$ -value = 0,0602).

#### 2.4.3 Fréquence d'alimentation et grosseur des bols alimentaires

Les adultes du Pic maculé ont nourri les jeunes à la même fréquence dans les parcelles résiduelles du paysage aménagé (AM) que dans la forêt du paysage naturel (NAT) (Figure 2.4). Dans le paysage aménagé (AM), les adultes ont effectué en moyenne 26,43 nourrissages/heure ( $SE \pm 1,58$ ;  $n = 45$ ) par rapport à 27,03 ( $SE \pm 1,59$ ;  $n = 50$ ) dans le paysage naturel (NAT). Les adultes du paysage aménagé (AM) ont rapporté plus souvent de petits bols (2,99 nourrissages/heure;  $SE \pm 0,95$ ;  $n = 28$ ) que dans le paysage naturel (1,49 nourrissage/heure;  $SE \pm 0,77$ ;  $n = 30$ ). Ceci s'est fait au détriment de l'apport en gros bols, où l'on a observé 4,46 nourrissages/heure de gros bols ( $SE \pm 0,86$ ;  $n = 28$ ) dans le paysage aménagé (AM), comparativement à 6,10 nourrissages/heure de gros bols ( $SE \pm 1,12$ ;  $n = 30$ ) dans le paysage naturel (NAT). Ces différences ne sont toutefois pas significatives (Figure 2.4). Enfin, les mâles et les femelles ont contribué à parts égales aux nourrissages des jeunes dans les deux types de paysage (Figure 2.4).

#### 2.4.4 Utilisation spatiale autour du nid pour la recherche de nourriture

Les couples nichant dans le paysage aménagé (AM) ainsi que ceux nichant dans le paysage naturel (NAT) ont utilisé préférentiellement une certaine trajectoire pour partir à la recherche de la nourriture (*voir* test de Rayleigh, Tableau 2.3 et 2.4). Sur les 21 nids étudiés, les angles des trajectoires de seulement deux couples du paysage aménagé (AM) correspondent à une distribution aléatoire. Toutefois, les valeurs de  $p$  du test de Rayleigh de ces deux nids ne sont que marginalement significatives (0,0676 et 0,0798) (Tableau 2.3).



Quant aux forces de convergence des trajectoires ( $\rho$ ), il n'existe pas de différence entre les deux types de paysage ( $p$ -value = 0,4544) (AM :  $\rho$  moyen = 0,490;  $SE \pm 0,06$ ;  $n = 11$  // NAT :  $\rho$  moyen = 0,550;  $SE \pm 0,05$ ;  $n = 10$ ). En d'autres termes, dans les deux types de paysages, les couples préfèrent se déplacer dans une certaine direction. Cette direction préférée n'est corrélée à l'angle de l'ouverture de la cavité que dans 38% des nids (4/21 nids dans les deux types de paysage) (Tableau 2.3 et 2.4). Dans le paysage aménagé (AM), la direction utilisée pour la recherche de nourriture ne correspondait à l'axe principal de la parcelle résiduelle que dans 45% des cas (5/11 nids). Moins de la moitié des couples semblaient donc vouloir demeurer à l'intérieur des limites de la parcelle résiduelle, tandis que les autres individus empruntaient des trajectoires en direction du parterre de coupe en régénération.

## 2.5 Discussion

Contrairement à notre hypothèse, les résultats suggèrent que les parcelles résiduelles du paysage aménagé par la coupe intensive (AM) n'offrent pas de conditions suboptimales de nidification et d'alimentation au Pic maculé, lorsque comparés à une forêt soumise aux perturbations naturelles (NAT). Ainsi au contraire de nos prévisions initiales, 1) l'activité reproductrice du Pic maculé n'est pas plus faible dans les parcelles résiduelles; 2) la prédation n'est pas plus élevée dans ces parcelles; 3) la fréquence moyenne d'alimentation n'y est pas plus faible; 4) les adultes ne rapportent pas de plus petits bols alimentaires; et 5) ils utilisent une trajectoire préférentielle de recherche de nourriture, mais celle-ci ne se limite pas nécessairement aux parcelles d'habitat résiduel.

### 2.5.1 Paramètres de reproduction

La reproduction a été suivie pendant quatre années consécutives (2008 à 2011). Aucune différence n'a été détectée entre les années, sauf en ce qui concerne la date

d'éclosion. Dû à un printemps hâtif en 2010, les adultes ont migré plus tôt et les oisillons ont aussi éclos plus tôt. Toutefois, les analyses n'ont montré aucune interaction entre l'année et le *type de paysage* (AM ou NAT). Les analyses des cinq paramètres de la reproduction du Pic maculé ne montrent donc pas de différences significatives entre les parcelles résiduelles du paysage aménagé par la coupe intensive (AM) et la forêt du paysage soumis aux perturbations naturelles (NAT). Cette constance entre les quatre années suggère fortement que les parcelles résiduelles linéaires offrent des conditions d'habitat de qualité pour la reproduction du Pic maculé.

La taille de la ponte peut être influencée par la qualité d'un habitat. Des individus nichant dans un habitat de moindre qualité pourraient choisir de pondre moins d'œufs que dans un habitat de meilleure qualité. La taille de la ponte peut, par exemple, être réduite dans un habitat fragmenté (Mazgajski et Rejt, 2006). Dans notre cas, et contrairement à notre prévision, la taille de ponte des nids du paysage aménagé (AM) n'est pas différente de celle du paysage naturel (NAT) (Tableau 2.2). Des tailles de ponte plus petites auraient également pu s'expliquer par la présence accrue d'individus nicheurs plus jeunes ou moins expérimentés dans le paysage aménagé (Zanette, 2001). Dans notre cas, nous ne pouvons confirmer ou infirmer cette hypothèse puisqu'il aurait fallu capturer les individus nicheurs, ce qui n'a pas été fait. Toutefois, l'absence de différences suggère qu'une répartition plus forte de couples nicheurs inexpérimentés dans les parcelles résiduelles du paysage aménagé est peu probable. Notons également que la taille de ponte observée dans notre aire d'étude ( $\mu = 4,9$  œufs) est comparable à celle observée dans la littérature pour d'autres écosystèmes forestiers ( $\mu = 5,2$ ; Tozer *et al.*, 2011) (4,23—5,44; Walters *et al.*, 2002).

Deuxièmement, la date d'éclosion est également un paramètre pouvant nous informer sur une possible différence dans la qualité de l'habitat et/ou celle des individus nichant dans un habitat donné. Nous considérons ici la date d'éclosion comme étant directement reliées à la date de ponte du premier œuf. Le Pic maculé

pond un œuf par jour et l'incubation débute après la ponte du 3<sup>ième</sup> ou 4<sup>ième</sup> œuf et dure entre 12 et 14 jours (Walters *et al.*, 2002). Dans notre cas, la date d'éclosion dans les placettes du paysage aménagé (AM) ne diffère pas de celle des placettes du paysage naturel (NAT) (Tableau 2.2). Il est même observé que la date moyenne d'éclosion pour l'ensemble des quatre années d'étude est exactement la même entre les deux paysages, soit le 12 juin (163<sup>e</sup> jour Julien). Une plus faible disponibilité de nourriture dans un milieu pourrait retarder la date de ponte (Lack, 1968 ; Davies et Lundberg, 1985 ; Seki et Takano, 1998 ; Naef-Daenzer *et al.*, 2000). Ainsi, une date d'éclosion similaire entre les deux types de paysages suggère une disponibilité de nourriture comparable. Les résultats obtenus sur les fréquences d'alimentation et les grosseurs des bols rapportés aux oisillons montrent également qu'il n'y pas de différences entre les deux paysages; ce qui suggère fortement que la disponibilité de la nourriture pendant la période critique de croissance des oisillons n'est pas une contrainte pour cette espèce dans le paysage aménagé.

D'autre part, la date de ponte aurait pu être retardée dans les parcelles résiduelles, par la présence d'individus nicheurs plus jeunes et moins expérimentés (e.g. Wiktander *et al.*, 2001). Comme bien d'autres espèces migratrices, les adultes du Pic maculé plus expérimentés pourraient devancer les plus jeunes lors de la migration printanière et ainsi sélectionner des territoires de meilleure qualité (Holmes *et al.*, 1996 ; Petit et Petit, 1996 ; Wiktander *et al.*, 2001 ; Sergio et Newton, 2003). Les individus plus jeunes et moins expérimentés seraient donc contraints à utiliser les habitats de moindre qualité et conséquemment, produire de plus petites nichées plus tard dans la saison. La date de ponte serait ainsi en étroite relation avec la taille de ponte puisque les individus retardant leur ponte auraient tendance à pondre également moins d'œufs (Virkkala, 1990 ; Korpimäki et Wiehn, 1998 ; Wiktander *et al.*, 2001 ; Lambrechts *et al.*, 2004). Nos résultats sur les dates d'éclosion et la taille de ponte sont convergents les uns par rapport aux autres en ne montrant aucune différence entre les deux paysages (Tableau 2.2). Dans l'écosystème boréal mixte à l'étude, il ne semble donc pas exister cette dynamique où les individus plus expérimentés s'établiraient avantageusement dans le paysage de forêt naturel en



contraignant les plus jeunes à exploiter les parcelles résiduelles du paysage aménagé.

Troisièmement, le succès d'éclosion dans le paysage aménagé (AM) n'est pas différent de celui du paysage naturel (NAT) (Tableau 2.2). Nous avons relevé la présence d'œufs infertiles que dans de très rares cas. La différence entre le nombre d'œufs pondus et le nombre d'œufs éclos est donc difficilement explicable autrement que par la prédation partielle au stade œuf. Par la protection qu'offre la cavité, les oiseaux cavicoles sont reconnus comme étant moins vulnérables à la prédation (Martin et Li, 1992). Cela n'empêche pas de constater parfois des différences dans les succès d'éclosion entre certains types d'habitats. Par exemple, dans une étude en forêt tempérée du sud-est de l'Ontario, Tozer *et al.* (2011) ont observé, pour le Pic maculé, un succès d'éclosion plus faible dans les forêts à prédominance de peupliers (*Populus* sp.) que dans les forêts à prédominance d'érable à sucre (*Acer saccharum*).

D'autre part, comme l'ont déjà observé certains auteurs, la croissance des jeunes et/ou la durée de la nidification pourraient également être liées à la disponibilité de la nourriture (O'Neill Goodbred et Holmes, 1996 ; Seki et Takano, 1998 ; Duguay *et al.*, 2000). Nos résultats montrent une durée de nidification égale entre les deux paysages (AM vs NAT). Ainsi, le paysage fragmenté ne semble pas contraindre l'animal à une plus longue période de nidification. De plus, la durée de nidification observée dans notre aire d'étude ( $\mu = 26,6$  jours) se compare à celle des autres études (26,9; Eberhardt, 1994) (23—26; Gibbon, 1970) (25—29; Lawrence, 1967).

Enfin, la productivité constitue un autre paramètre qui ne montre pas de différences entre le paysage aménagé (AM) et le paysage naturel (NAT) (Tableau 2.2). La productivité de ces deux paysages ( $\mu = 3,3$  jeunes) est également comparable à celle que l'on retrouve dans la littérature ( $\mu = 3,9$ ; Tozer *et al.*, 2011) ( $\mu = 2,72$ ; Eberhardt, 1994).

### 2.5.2 Pression de prédation des nids

Dans des paysages fragmentés où la pression de prédation pourrait être plus forte, entre autres en raison d'une communauté de prédateurs plus diversifiée, les oiseaux nichant dans des cavités semblent moins limités par la prédation (Deng et Gao, 2005 ; Lampila *et al.*, 2005). Nos résultats abondent dans ce sens alors que l'abondance de l'Écureuil roux est marginalement plus élevée dans le paysage aménagé. Toutefois, le taux de prédation n'est pas plus élevé dans le paysage aménagé que dans le paysage naturel. De plus, la taille de ponte, le succès d'éclosion et la productivité ne sont également pas différents entre les deux paysages. Les taux de prédation observés dans notre étude avoisinent 14% et semblent relativement faibles sachant que ceux-ci peuvent se situer, pour le Pic maculé et selon l'habitat, à un niveau aussi bas que  $\leq 6\%$  (Martin, 1992) mais aussi haut que  $\sim 50\%$  (Tozer *et al.*, 2009). Les nids de notre étude ne semblent donc pas particulièrement soumis à une forte prédation tant dans le paysage aménagé que dans le paysage naturel. Il est cependant possible que la vie devienne plus périlleuse pour les juvéniles une fois qu'ils quittent la protection du nid.

Dans le paysage aménagé, nous avons observé deux nids où les oisillons se sont projetés hors du nid pour atterrir dans le sapinage, restant immobiles pendant des heures à quelques mètres de la bordure, mal camouflés. À un autre nid, nous avons retrouvé les restes d'une prédation à quelques mètres de la bordure. À notre avis, cette prédation a été exécutée par une Crécerelle d'Amérique (*Falco sparverius*) que nous avons observée venir explorer l'ouverture de la cavité alors que les oisillons étaient prêts à prendre leur envol. Le jour de la découverte de la prédation, nous avons également observé un jeune, toujours vivant à l'intérieur de la cavité, mais blessé au crâne visiblement par un coup de bec. De plus, suite à l'envol, les parents entraînent souvent les jeunes vers les arbres à sève (Lawrence, 1967; obs.pers.), probablement pour leur permettre d'augmenter l'apport énergétique avant la migration automnale. Nous avons observé des jeunes qui se nourrissaient dans des bouquets d'aulnes, dans le parterre de coupe, à quelques dizaines de centimètres



du sol. L'hypothèse d'un plus grand risque de prédation des jeunes suite à leur sortie du nid dans les parcelles résiduelles demanderait une étude plus approfondie.

### 2.5.3 Fréquence d'alimentation et grosseur des bols alimentaires

Le succès de reproduction dans les parcelles résiduelles constitue une preuve tangible de la qualité de support de ce type d'habitat pour le Pic maculé. Il est néanmoins intéressant de constater que les résultats concernant l'alimentation des oisillons, facteur primordial à la reproduction, appuient les résultats observés sur la reproduction de l'espèce.

La disponibilité d'arthropodes dans un habitat fragmenté peut être influencée par plusieurs facteurs. En autres, notons la superficie des fragments forestiers (Rukke, 2000 ; Summerville et Crist, 2003), les espèces d'arthropodes étudiées (Davies et Margules, 1998); l'isolement des fragments (Rukke, 2000), la présence de certains champignons (Rukke, 2000), la présence d'arbres morts (Grove, 2002), les essences végétales présentes (Nicolai, 1986) ainsi que le microclimat et la microstructure à la surface des différentes écorces (Nicolai, 1986). La disponibilité des arthropodes à la surface des arbres peut également dépendre de la présence de lichens épiphytes (Stubbs, 1989 ; Pettersson *et al.*, 1995) qui pourraient, eux-mêmes, être affectés par les ouvertures en bordure des fragments forestiers (Pettersson *et al.*, 1995 ; Renhorn *et al.*, 1996 ; Rheault *et al.*, 2003 ; Edman *et al.*, 2008). La disponibilité d'arthropodes dans les fragments forestiers et les parterres de coupe demeure donc très complexe à évaluer. De plus, le Pic maculé semble faire partie de ces espèces capables d'adapter ses comportements d'alimentation face à des changements dans la structure d'habitat ou dans la composition végétale (Franzreb, 1983). Cette auteure observait que le Pic maculé s'adaptait à des milieux aménagés en utilisant davantage les branches et le feuillage comme substrat d'alimentation et était plus généraliste dans la sélection d'essences et la hauteur d'utilisation des arbres pour s'alimenter en insectes. Holmes et Schultz (1988) ont d'ailleurs fait remarquer que la disponibilité de nourriture était fonction non

seulement de l'abondance des proies, mais également de la structure du feuillage et des caractéristiques des arbres (qui influencent la détection des proies et leur accessibilité), ainsi que la capacité de l'oiseau à percevoir et à capturer les proies. La disponibilité de la nourriture ne peut donc pas être évaluée par la seule mesure de l'abondance des proies, mais doit également impliquer la structure végétale et la capacité de l'oiseau à exploiter la ressource. L'influence de la fragmentation et des bordures sur la nourriture du Pic maculé demeure donc très complexe à évaluer et dépendante de plusieurs facteurs biotiques et abiotiques à différente échelle.

Nous avons prévu que la fréquence d'alimentation des adultes aux jeunes serait plus faible dans le paysage aménagé et que les adultes rapporteraient de plus petits bols alimentaires aux nids. Les résultats suggèrent plutôt que la ressource n'est pas limitante dans le paysage aménagé puisque la fréquence d'alimentation et la grosseur des bols rapportés aux nids sont les mêmes que dans le paysage naturel.

Les individus adultes jouissant d'une ressource alimentaire plus abondante pourraient augmenter la fréquence à laquelle ils nourrissent les jeunes au nid (O'Neill Goodbred et Holmes, 1996 ; Huhta *et al.*, 1999 ; Naef-Daenzer *et al.*, 2000). Dans notre cas, la fréquence d'alimentation est la même entre le paysage fragmenté (AM) et le paysage naturel (NAT) (Figure 2.4). Une plus grande disponibilité de la nourriture pourrait toutefois se traduire, non pas par une augmentation de la fréquence, mais par une meilleure sélection de la nourriture qui à son tour pourrait se traduire par de plus gros bols alimentaires dont le contenu en protéines est plus élevé (Grieco, 2002a). Nos résultats ne montrent cependant pas de différences dans la grosseur des bols rapportés aux nids par le Pic maculé entre les deux paysages (Figure 2.4).

D'autre part, comme déjà mentionnées, la croissance des jeunes et/ou la durée de la nidification pourraient être liées à la disponibilité de la nourriture (O'Neill Goodbred et Holmes, 1996 ; Seki et Takano, 1998 ; Duguay *et al.*, 2000). De ce point de vue, la disponibilité ne semble pas être problématique dans le paysage

fragmenté puisque la fréquence d'alimentation et la grosseur des bols alimentaires rapportés aux oisillons sont les mêmes que dans le paysage naturel. Ce qui semble se traduire par une croissance des jeunes et une durée de nidification également analogue (Tableau 2.2). L'apport énergétique que les parents sont en mesure de rapporter aux jeunes en croissance ne semble donc pas être limitant dans le paysage aménagé. La durée de la nidification est toutefois contrainte par la migration automnale. Il est donc possible que la nidification du Pic maculé ait évolué en privilégiant une durée de nidification plus ou moins fixe au détriment de l'atteinte d'une physiologie optimale des jeunes. Il aurait été intéressant de mesurer le poids des jeunes lorsqu'ils atteignent le stade d'envol. À durée de nidification égale, il aurait peut-être été possible de constater une physiologie des oisillons plus faible dans le paysage aménagé (e.g. Virkkala, 1990). D'autre part, la fréquence générale moyenne des visites de nourrissage des adultes aux nids dans notre étude se situe à un peu plus de 26 nourrissages/heure (Figure 2.4). Ce qui en fait la plus forte fréquence observée dans notre revue de littérature sur le Pic maculé (max = 22,9; Eberhardt, 1994) (max = 16; Gibbon, 1970) (max = 24; Kilham, 1977 ; Kilham, 1983) ( $\mu = 8,8$ ; Lawrence, 1967) ( $\mu = 17,8$ ; Tozer *et al.*, 2011). Il aurait donc été plausible de penser que les individus nichant dans notre aire d'étude adoptent une fréquence d'alimentation élevée pour réduire la durée de nidification étant donné que nos sites sont situés plus au nord. Mais tel ne semble pas être le cas puisque la durée de nidification, d'environ 26 jours, se compare à celle des autres études.

Enfin, dans le cas d'espèce où les deux sexes participent à l'alimentation, la disponibilité de la nourriture pourrait influencer l'effort de participation d'un des deux sexes (e.g. Whittingham et Robertson, 1994). Nos résultats montrent que les deux sexes participent d'égale façon à l'alimentation des jeunes et ce, autant dans le paysage aménagé (AM) que dans le paysage naturel (NAT) (Figure 2.4).

#### 2.5.4 Utilisation spatiale autour du nid pour la recherche de nourriture

Puisque les adultes du Pic maculé recherchent la nourriture dans le milieu et la rapportent à un point central (i.e. le nid), la forme optimale du territoire d'alimentation devrait être circulaire (Pyke *et al.*, 1977 ; Orians et Pearson, 1979). Les trajectoires empruntées, à partir du nid, pour s'envoler à la recherche de nourriture seraient alors distribuées de façon aléatoire autour du nid. Notre prévision dans les parcelles résiduelles considérait que cette optimalité (distribution aléatoire des trajectoires de vol des adultes) serait compromise à cause de la forme linéaire et étroite des parcelles résiduelles. L'oiseau serait alors contraint à utiliser une trajectoire de déplacement dans l'axe principal de la parcelle linéaire pour demeurer à l'intérieur du couvert forestier résiduel. Nous observons effectivement que les déplacements dans le paysage aménagé (AM) se font dans une certaine direction. Les trajectoires ne sont pas aléatoirement distribuées autour de l'arbre de nidification (Tableau 2.3). Il est toutefois surprenant de constater que ce patron prévaut également dans le paysage naturel (NAT) (Tableau 2.4). En effet, les couples des deux paysages semblent emprunter une direction donnée lorsqu'ils partent à la recherche de nourriture. Dans le paysage aménagé (AM), deux nids font exception (Tableau 2.3). Toutefois, les valeurs de  $p$  du test de Raleigh sont marginalement significatives (0,0676 et 0,0798). Enfin, les résultats montrent qu'il n'y a pas de différences dans les forces ( $\rho$ ) des directions choisies entre les deux paysages. C'est-à-dire que pour l'ensemble des nids du paysage aménagé (AM) et du paysage naturel (NAT), les adultes auraient la même tendance à emprunter certaines directions de déplacement plutôt que de se déplacer aléatoirement autour des nids.

Nos résultats impliquent probablement un choix des individus à se déplacer dans des directions où les ressources alimentaires ne sont pas distribuées de façon aléatoire dans le territoire, mais possiblement de manière agrégée dans le paysage. Par ailleurs, les données sur les trajectoires de chacun des couples ont été obtenues à partir d'environ trois suivis d'une heure, et toujours espacés de quelques jours. On



peut donc supposer que les résultats obtenus des trajectoires de déplacements reflètent un choix à aller dans une certaine direction qui se maintient dans le temps.

Il est également intéressant de constater que, dans le paysage aménagé (AM), les trajectoires choisies par les adultes ne montrent pas de tendance forte à vouloir éviter la direction des bordures et des parterres de coupe en régénération. Sur les 11 nids observés, moins de la moitié des couples (5 nids) semblaient opter pour une direction correspondante au couvert résiduel. Les autres couples ne semblaient pas éviter de se déplacer en direction des bordures et des parterres de coupe en régénération (Tableau 2.3). De plus, nous avons plusieurs fois observé l'utilisation, par les adultes de Pic maculé, des parterres de coupe pour se nourrir.

Des efforts d'observations effectuées sur le terrain ont permis de constater à deux reprises des individus capturant des insectes en plein vol directement dans le parterre de coupe à des distances de 20 m et 74 m de la bordure de la parcelle résiduelle où ils nichaient. Nous avons également observé un individu traverser sur une distance de 264 m un parterre en régénération pour aller glaner des insectes sur une épinette blanche située dans un petit îlot forestier épargné de la coupe dû à la présence d'un cap rocheux. D'autre part, le Pic maculé se nourrit également de sève qu'il boit à partir de petites entailles qu'il effectue à la surface corticale de plusieurs espèces d'arbres. Il se sert également de ces puits de sève pour aller y tremper les insectes avant de revenir nourrir les jeunes. Or, 63% (19 arbres/30) des arbres à sève détectés dans le paysage aménagé (AM) étaient localisés directement dans le parterre de coupe en régénération où nous avons maintes fois observé le comportement de trempage des insectes par les adultes. Les parterres de coupe en régénération sont d'une hauteur d'environ 3 à 4 m et les arbres à sèves utilisés étaient surtout des bouquets d'aulnes rugueux (*alnus rugosa*) et de saules (*salix sp.*). Nous avons vu un individu traverser sur une distance de 310 m un parterre de coupe pour se rendre à un arbre à sève. La faible quantité de puits de sève sur cet arbre laisse toutefois croire qu'il ne s'agissait pas du principal arbre à sève utilisé par ce couple. Les individus qui volent dans le parterre de coupe le font



presque toujours en se déplaçant à quelques centimètres au-dessus de la régénération. Ce qui les rend particulièrement difficiles à détecter.

Les résultats obtenus sur les trajectoires empruntées combinés aux observations sur le terrain portent à croire que le Pic maculé utilise, du moins en partie, les parterres de coupe en régénération pour se nourrir et nourrir ces jeunes. Certaines espèces d'oiseaux peuvent ainsi montrer un fitness adéquat en présence d'habitats multiples qui se juxtaposent, dans le temps et/ou l'espace, pour fournir tous les besoins nécessaires à leur histoire de vie (e.g. Gullion et Alm, 1983). Des espèces plus généralistes seraient ainsi aptes à nicher dans des fragments forestiers puisqu'ils sont capables d'utiliser les différentes ressources réparties dans des habitats adjacents (Andrén, 1994 ; Estades, 2001). L'utilisation d'habitats adjacents aux parcelles d'habitat résiduel pour la recherche de nourriture pourrait toutefois contraindre les individus à augmenter la distance où ils recherchent leur nourriture. Dans un tel cas, l'augmentation de la distance aurait dû se traduire par une diminution de la fréquence de nourrissages aux nids; ce qui n'est pas le cas. Sinon, l'augmentation de la distance de vols des adultes pourrait être compensée par une augmentation de la grosseur des bols rapportés (Orians et Pearson, 1979 ; Stephens et Krebs, 1986). Nos résultats sur la grosseur des bols ne montrent pas non plus de différences entre le paysage aménagé et le paysage naturel (Figure 2.4).

D'autre part, les succès de nidification des oiseaux cavicoles semblent être moins soumis aux effets négatifs d'une augmentation de la pression de prédation dû principalement à la protection qu'offre la cavité pour les oisillons (Martin et Li, 1992 ; Deng et Gao, 2005 ; Lampila *et al.*, 2005). Cette protection ne s'applique cependant pas aux adultes s'exposant à des milieux plus ouverts pour rechercher la nourriture. Il apparaît peu vraisemblable que la prédation du Pic maculé adulte en plein vol puisse provenir de prédateurs mammaliens terrestres. Par contre, la prédation par des oiseaux de proie pourrait constituer un danger réel. Ceci expliquerait peut-être la raison pour laquelle les individus volent presque exclusivement en rase motte au-

dessus de la régénération. Götmark and Unger (1994) observaient toutefois que les pics étaient moins vulnérables à la prédation par les faucons que d'autres passereaux. De plus, Belisle et Desrochers (2002) ont noté que le Pic chevelu s'aventurait plus loin dans les ouvertures que les autres espèces étudiées. Enfin, des activités d'alimentation dans des coupes totales ont déjà été observées chez cette même espèce (Ripper *et al.*, 2007). Il est envisageable que le Pic maculé soit moins vulnérable à la prédation et davantage disposé à utiliser les milieux ouverts.

Nous avons constaté une utilisation de ces milieux en régénération alors qu'ils atteignent une hauteur d'environ 3 à 4 m. Il est toutefois raisonnable de se questionner sur l'utilisation de ces habitats adjacents, immédiatement après la coupe totale. Il est possible que le Pic maculé soit alors plus hésitant à utiliser ces habitats immédiatement après la coupe. Il est également possible que les zones fraîchement coupées ne procurent pas les mêmes ressources en arthropodes et en arbre à sève.

## 2.6 Figures

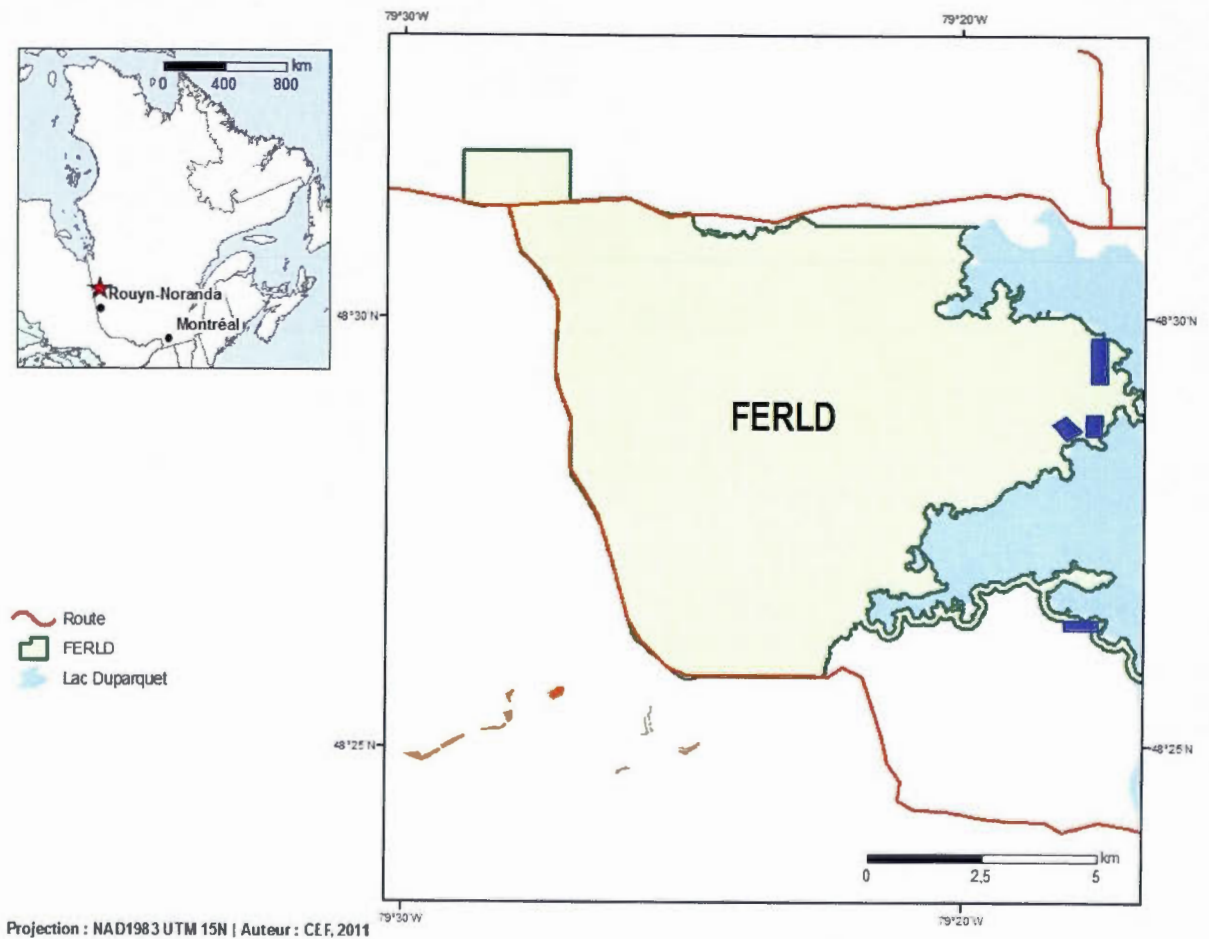


Figure 2.1 Localisation de la Forêt d'enseignement et de recherche du lac Duparquet (FERLD).

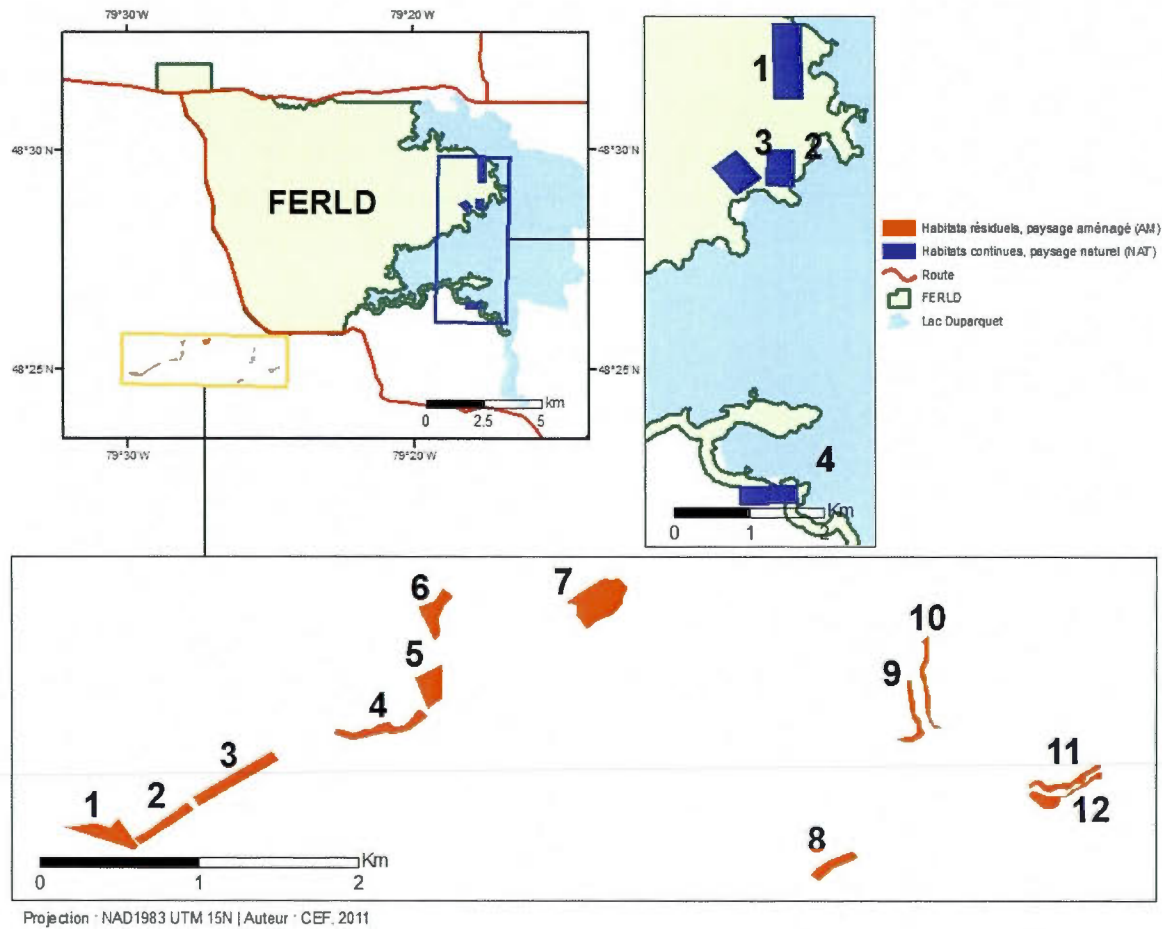
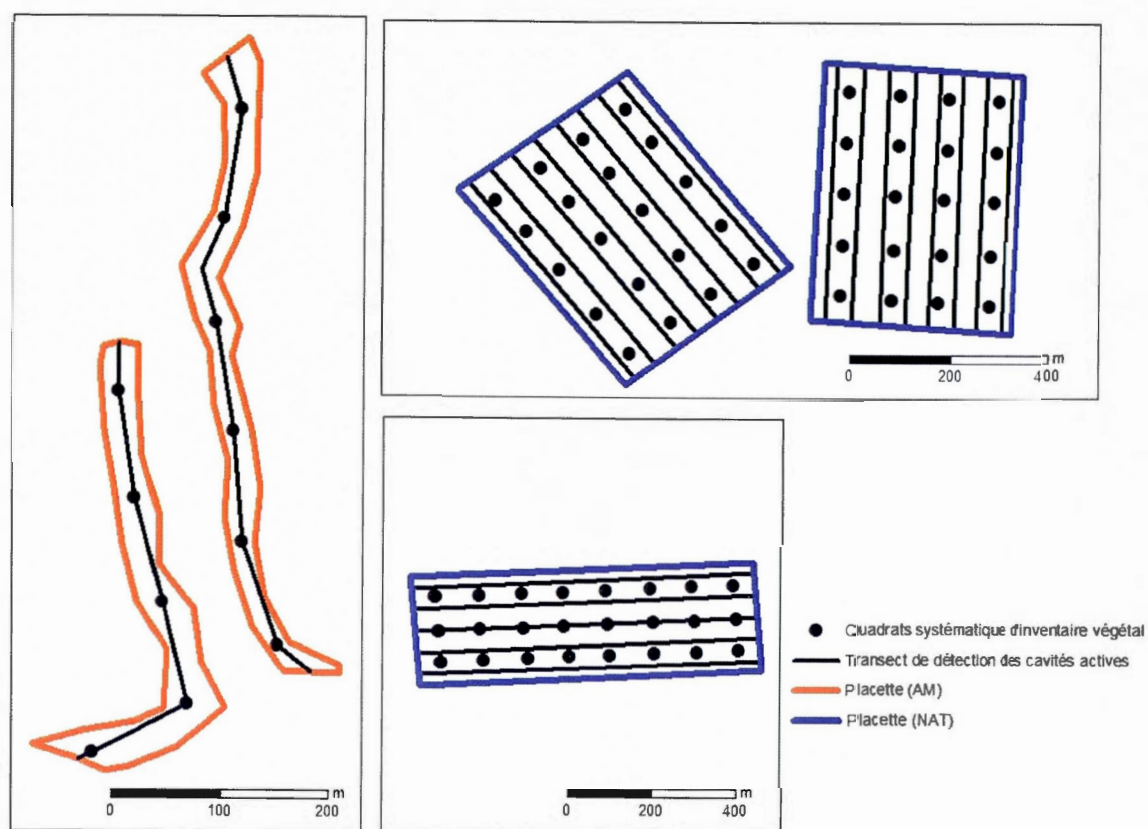


Figure 2.2 Localisation des 12 placettes résiduelles du paysage aménagé (AM) et des 4 placettes de la forêt du paysage naturel (NAT).



Projection : NAD1983 UTM 15N | Auteur : CEF, 2011

Figure 2.3 Exemple de transect et de quadrat systématique d'inventaire végétal dans les placettes du paysage aménagé (AM) et du paysage naturel (NAT).



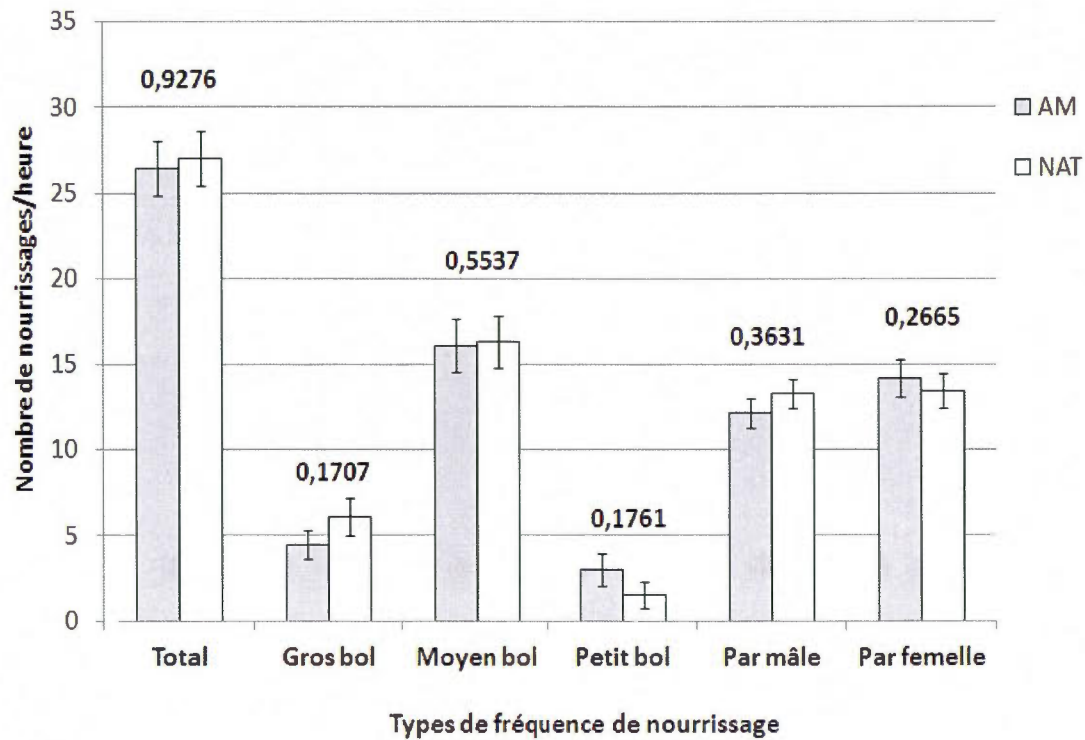


Figure 2.4 Comparaison des fréquences de nourrissage entre les parcelles résiduelles du paysage aménagé (AM) et la forêt du paysage naturel (NAT). Les valeurs de p apparaissent au-dessus des histogrammes. Les barres d'erreurs représentent les erreurs types.

## 2.7 Tableaux

Tableau 2.1 Type de parcelle résiduelle linéaire, superficie et nombre de nids actifs du Pic maculé, trouvés entre 2008 et 2011, dans chacune des placettes du paysage aménagé (AM) et du paysage naturel (NAT). Les types de parcelle résiduelle sont : séparateur de coupe (SC) ou bande riveraine (BR)

Paysage	Placette	Type de bande	Superficie (ha)	Nombre de nids actifs				
				2008	2009	2010	2011	Totaux
AM	1	SC	3,58	2	2	1	1	6
	2	SC	2,48	2	2	3	1	8
	3	SC	3,96	2	2	1	1	6
	4	BR	2,88	2	2	2	1	7
	5	SC	2,93	1	0	3	3	7
	6	SC	2,88	2	4	2	1	9
	7	BR	3,51	3	3	2	2	10
	8	SC	1,73	1	1	1	1	4
	9	BR	1,66	NA	NA	2	1	3
	10	BR	1,76	NA	NA	0	0	0
	11	BR	1,77	NA	NA	1	1	2
	12	BR	1,99	NA	NA	0	1	1
Totaux			31,13	15	16	18	14	63
NAT	1	NA	40	8	11	7	8	34
	2	NA	20	4	4	4	2	14
	3	NA	20	4	6	4	5	19
	4	NA	20	6	7	6	6	25
Totaux			100	22	28	21	21	92

Tableau 2.2 Comparaison des différents paramètres de l'activité reproductrice du Pic maculé entre les parcelles résiduelles du paysage aménagé (AM) et la forêt du paysage naturel (NAT) pour les années 2008 à 2011

Variable réponse	AM			NAT			p-value
	Moy	(SE)	n	Moy	(SE)	n	
<b>Taille de la ponte</b> (Nb. œufs pondus)	4,75	(0,19)	28	5,10	(0,20)	33	0,2396
<b>Date d'éclosion</b> (Jours Julien)	162,95	(1,09)	44	163,24	(1,04)	81	0,5958
<b>Succès d'éclosion</b> (% œufs éclos)	86,03	(5,02)	26	82,38	(4,39)	34	0,5946
<b>Durée nidification</b> (Nb. jours entre éclosion et envol)	26,43	(0,36)	30	26,83	(0,33)	47	0,4304
<b>Productivité</b> (Nb. jeunes à l'envol)	3,03	(0,34)	42	3,48	(0,41)	78	0,4016

Tableau 2.3 Utilisation spatiale, par les adultes en quête de nourriture, autour de 11 nids de Pic maculé situés dans les parcelles résiduelles du paysage aménagé (AM)

AM										
Nid	rho	n observations de départ du nid	Angle moyen (degré)	Écart type circulaire (degré)	Intervalle de confiance (degré)		Ouverture de la cavité correspond à l'angle moyen	Parcelle résiduelle correspond à l'angle moyen	Test de Rayleigh	Test de Rayleigh p-value
					bas	haut				
1	0,542	38	126	±54	104	148	✓		Unimodal	< 0,001
2	0,724	19	184	±42	169	203			Unimodal	< 0,001
3	0,303	77	5	±74	312	93	✓	✓	Axial	< 0,001
4	0,285	33	239	±68	179	289	✓	✓	Axial	0,0676
5	0,618	21	326	±50	299	352	✓	✓	Unimodal	< 0,001
6	0,445	22	290	±60	251	327			Unimodal	0,0112
7	0,557	49	331	±53	317	346			Unimodal	< 0,001
8	0,295	29	87	±69	0	144			Axial	0,0798
9	0,593	39	64	±51	47	81		✓	Unimodal	< 0,001
10	0,844	14	212	±32	197	229			Unimodal	< 0,001
11	0,366	67	93	±64	67	121		✓	Unimodal	< 0,001

Tableau 2.4 Utilisation spatiale, par les adultes en quête de nourriture, autour de 10 nids de Pic maculé situés dans la forêt du paysage naturel (NAT)

Nid	rho	n observations de départ du nid	Angle moyen (degré)	Écart type circulaire (degré)	NAT		Ouverture de la cavité correspond à l'angle moyen	Test de Rayleigh	Test de Rayleigh p-value
					Intervalle de confiance (degré)				
					bas	haut			
1	0,409	63	206	±62	178	223	✓	Unimodal	< 0,001
2	0,334	49	272	±66	247	315		Unimodal	0,0038
3	0,423	41	114	±61	86	144	✓	Unimodal	< 0,001
4	0,570	47	169	±53	151	189		Unimodal	< 0,001
5	0,762	45	148	±39	137	159	✓	Unimodal	< 0,001
6	0,442	61	262	±60	245	279		Unimodal	< 0,001
7	0,702	38	114	±44	100	129	✓	Unimodal	< 0,001
8	0,608	52	128	±50	111	145		Unimodal	< 0,001
9	0,824	62	103	±33	96	110		Unimodal	< 0,001
10	0,462	46	15	±59	355	36		Unimodal	< 0,001



## CONCLUSION GÉNÉRALE

### Importance et limite des parcelles d'habitat résiduel pour le maintien des populations de Pic maculé

En Amérique du Nord, on reconnaît souvent les pics comme étant les principaux pourvoyeurs de cavités de nidification pour des dizaines d'autres espèces incapables d'excaver leurs propres cavités (Martin *et al.*, 2004 ; Blanc et Walters, 2008 ; Cockle *et al.*, 2011 ; Cadieux, 2012). Dans notre aire d'étude, le Pic maculé constitue l'excavateur fournissant le plus grand nombre de cavités et les utilisateurs secondaires de petite taille sont grandement liés à la disponibilité des cavités excavées par cette espèce (Cadieux, 2012). Les pics représentent également de bons bio-indicateurs de la qualité d'un habitat puisque bon nombre d'entre eux sont sensibles aux changements engendrés par l'aménagement des écosystèmes forestiers (Angelstam et Mikusinski, 1994 ; Drapeau *et al.*, 2009 ; Nappi et Drapeau, 2009 ; Nappi et Drapeau, 2011). Le Pic maculé, même s'il est reconnu opportuniste et capable de s'adapter à certains changements (e.g. Franzreb, 1983), pourrait toutefois être contraint dans son utilisation des paysages aménagés (e.g. Hannon et Song, 2008 ; Cooke, 2009 ; Straus *et al.*, 2011).

La présente étude met cependant en lumière le rôle fonctionnel des parcelles résiduelles linéaires d'un paysage fortement aménagé pour les besoins du Pic maculé. Ceux-ci semblent ainsi contribuer positivement à la dynamique des populations locales du Pic maculé et des autres animaux utilisant les cavités de ce pic. D'une part, au-delà de la perte nette d'habitat et de la fragmentation du paysage, les parcelles résiduelles étudiées offrent les ressources nécessaires en termes d'arbres de nidification et d'alimentation en sève. Ces habitats ne montrent donc pas de dégradation quant à ces deux attributs essentiels pour le Pic maculé. D'autre part, les parcelles résiduelles étudiées sont caractérisées par un succès de reproduction similaire à celui noté dans le paysage naturel. Nos résultats indiquent également que la pression de prédation et la disponibilité des ressources

alimentaires ne varient pas de façon significative entre les deux types de paysages. De plus, l'activité alimentaire des pics ne semble pas contrainte par la structure spatiale des parcelles linéaires lorsqu'ils recherchent leur nourriture. En ce sens, l'utilisation de ce type de paysage fragmenté ne semble pas entraîner de coûts énergétiques plus importants par les adultes lors de la période critique de nourrissage des jeunes. Enfin, la majorité des couples nicheurs ne semblent pas hésiter à utiliser les habitats adjacents en régénération, qui sont plus ouverts.

Les parcelles résiduelles du paysage aménagé semblent donc offrir toutes les conditions nécessaires à la bonne reproduction du Pic maculé. Dans une optique de conservation, il apparaît avantageux de maintenir intacts, et le plus longtemps possible, ces parcelles d'habitat résiduel, alors que la réglementation provinciale ne garantit pas cette rétention permanente de forêts âgées dans les paysages aménagés en autorisant la récolte des séparateurs secs quand les parterres de régénération atteignent 3 m de hauteur et en permettant la récolte de 30% des tiges commerciales dans les bandes riveraines.

La conservation de ces habitats devrait viser particulièrement le maintien de gros peupliers faux-trembles. Combinée à d'autres, cette étude suggère que le Pic maculé serait moins contraint par les ressources alimentaires. Il serait ainsi très opportuniste dans ses choix de substrats pour s'alimenter en insectes (Franzreb, 1983) et serait apte à utiliser une multitude d'essences pour s'approvisionner en sève (Chapitre 1; McAtee, 1911 ; Tate, 1969 ; Eberhardt, 2000 ; Savignac et Machtans, 2006). De plus, il ne semble pas limiter par l'utilisation de milieux ouverts pour exploiter ces ressources (Chapitre 2). La plus importante entrave viendrait ainsi de la disponibilité des substrats de nidification. Pour satisfaire les besoins en arbres de nidification, les habitats devraient être composés de peuplements où la présence de peupliers faux-trembles de fort diamètre est importante et être assez âgés pour présenter une certaine incidence de la carie blanche (*Phellinus tremulae*) (Chapitre 1; Savignac et Machtans, 2006 ; Tozer, 2010). De plus, il semble inévitable que l'arbre de nidification se retrouve dans un site où la présence de gros peupliers

faux-trembles est accrue (Chapitre 1; Adkins Giese et Cuthbert, 2003 ; Warren *et al.*, 2005 ; Clarke, 2008).

La présente étude pose par ailleurs une mise en garde sur la persistance à long terme de ces arbres et site de nidification dans les parcelles résiduelles. Ainsi, même s'ils sont présents dans les parcelles résiduelles au moment de la coupe forestière, la perte des gros peupliers faux-trembles pourrait se réaliser plus rapidement que le temps nécessaire à leur recrutement dans les parterres de coupe en régénération. Ce passage à vide pourrait alors limiter la présence du Pic maculé dans les paysages aménagés, même si les ressources alimentaires sont présentes. De plus, même si les séparateurs de coupe étaient conservés à plus long terme, le taux d'infection plus élevé par la carie blanche et les chablis plus fréquents limiteraient la qualité de l'habitat.

Au moment d'écrire ces lignes, sur les douze parcelles résiduelles étudiées, les deux séparateurs secs les plus productifs en termes d'arbres de nidification ont été totalement récoltés par l'industrie, sans laisser ni chicots ni peupliers faux-trembles en sénescence. Selon la législation québécoise, les séparateurs de coupe peuvent ainsi être récoltés lorsque les habitats adjacents en régénération ont atteint une hauteur de 3 m. Ce qui est le cas dans le paysage étudié où les coupes ont été réalisées il y a 20 ans dans ces sites. Toutefois, les plus gros peupliers faux-trembles retrouvés dans les zones en régénération, et pouvant servir de recrutement, possèdent un dhp d'environ 7 à 8 cm et ne sont pas encore infectés par la carie blanche du tronc des feuillus (obs.pers.). Il est évident que ces peuplements de 3 m de hauteur ne sont pas assez matures pour offrir le recrutement en arbres potentiels pour la nidification d'espèces clés, comme le Pic maculé. D'où l'importance de planifier la conservation à grande échelle spatiale, mais également à grande échelle temporelle.

### Limites de l'étude et travaux futurs

Cette étude a porté sur des parcelles résiduelles enclavées dans des aires de coupe de 10 à 20 ans qui ont atteint, pour la plupart, une hauteur de 3 m ou plus. Il serait donc intéressant de suivre la situation concernant le succès de nidification du Pic maculé, de la densité de nids et de la disponibilité des arbres nécessaires à sa nidification, au cours des prochaines années pour mieux évaluer la capacité de ces parcelles résiduelles à jouer leur rôle fonctionnel pour les populations locales de cette espèce dans les paysages aménagés. Par ailleurs, des données sur la persistance dans le temps des arbres de nidification permettraient une meilleure modélisation temporelle de l'approvisionnement en arbres potentiels de nidification et, en corollaire, à une meilleure planification des stratégies de rétention de ces attributs d'habitat tant dans les parcelles résiduelles que dans les aires en régénération pour assurer un recrutement à long terme de ces arbres à l'échelle des paysages.

D'autre part, les paramètres démographiques que nous avons mesurés ont été centrés au moment de la nidification. Il serait également important de poursuivre les observations au-delà de cette période, au moment de la dispersion des adultes et des jeunes pour mieux documenter la survie de ceux-ci. Ces données permettraient de mieux évaluer la démographie des populations locales utilisant le paysage aménagé. Ainsi, si les adultes ne semblent pas contraints par l'utilisation des milieux plus ouverts du paysage aménagé (Chapitre 2), les risques reliés à l'utilisation d'aires ouvertes encourus par les jeunes lorsqu'ils quittent les groupes familiaux pourraient être plus élevés que pour les adultes affectant d'autant la mortalité juvénile, une donnée démographique peu documentée.

Enfin, nos conclusions pour le Pic maculé ne sont pas nécessairement généralisables à l'ensemble des pics de l'écosystème forestier boréal. Une autre dynamique dans l'utilisation de petites parcelles d'habitat résiduel fragmenté pourrait exister pour des espèces, comme le Grand-Pic, réputé pour son utilisation de plus grands territoires (e.g. Renken et Wiggers, 1989 ; Bonar, 2000). Aussi, au contraire



du Pic maculé, plusieurs espèces de pics ont définitivement besoin d'arbres morts pour leur alimentation (Drapeau *et al.*, 2009 ; Nappi et Drapeau, 2009 ; Nappi et Drapeau, 2011). D'autre part, les pics boréaux comme le Pic à dos noir et le Pic à dos rayé requièrent eux aussi des arbres morts (Nappi, 2009) mais évoluent surtout dans les forêts résineuses d'épinettes noires (Nappi et Drapeau, 2009), un écosystème forestier différent de la forêt boréale mixte. Malgré nos résultats qui sont, à court terme, positifs pour le maintien des populations locales de Pic maculé dans les parcelles résiduelles des paysages aménagés en forêt boréale mixte, des études similaires doivent être menées sur les autres espèces de pics dans les paysages aménagés pour statuer sur le rôle fonctionnel des parcelles résiduelles pour ceux-ci, ainsi que les autres utilisateurs secondaires de cavités, dans les paysages aménagés de la forêt boréale mixte.





## RÉFÉRENCES

- Abildsnes, J. et B. A. Tommeras. 2000. «Impacts of experimental habitat fragmentation on ground beetles (*Coleoptera*, *Carabidae*) in a boreal spruce forest». *Annimal zoological fennici*, vol. 37, p. 201-212.
- Adams, J. S., R. L. Knight, L. C. McEwen et T. L. George. 1994. «Survival and growth of nestling Vesper Sparrows exposed to experimental food reductions». *The Condor*, vol. 96, no 3, p. 739-748.
- Adkins Giese, C. L. et F. J. Cuthbert. 2003. «Influence of surrounding vegetation on woodpecker nest tree selection in oak forests of the Upper Midwest, USA». *Forest Ecology and Management*, vol. 179, p. 1-3.
- Agostinelli, C. et U. Lund (2011). R package 'circular':Circular Statistics (version 0.4-3).
- Aitken, K. et K. Martin. 2004. «Nest cavity availability and selection in aspen–conifer groves in a grassland landscape». *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 34, p. 2099-2109.
- Anderson, R. L. et A. L. Schipper, Jr (1978). A system for predicting the amount of Phellinus (*Fomes*) igniarius rot in trembling aspen stands. Department of Agriculture. St-Paul, USDA Forest Service: 4 p
- Andrén, H. 1994. «Effects of habitat fragmentation on birds and mammals in landscapes with different proportions of suitable habitat: A review». *Oikos*, vol. 71, no 3, p. 355-366.
- Angelstam, P. et G. Mikusinski. 1994. «Woodpecker assemblages in natural and managed boreal and hemiboreal forest: A review.». *Annimal zoological fennici*, vol. 31, p. 157-172.
- Angers, V. A., P. Drapeau et Y. Bergeron. 2010. «Snag degradation pathways of four North American boreal tree species». *Forest Ecology and Management*, vol. 259, p. 246-256.

- Bates, D. (2011). R package 'lme4' : Linear mixed-effects models using S4 classes (version 0.999375-42).
- Batschelet, E. 1981. *Circular statistics in biology*. London: Toronto Academic Press, 371 p.
- Bavrlic, K. 2009. «The effects of partial harvesting on cavity-nesting birds in the Carolinian forests of southwestern Ontario: Habitat responses and species interactions». Mémoire de maîtrise, Peterborough, Faculty of Arts and Sciences, Trent University, 221 p.
- Beal, F. E. L. (1911). Food of the woodpeckers of the United States. U.S. Department of Agriculture. Washington. Biological Survey bulletin: 64 p
- Bednarz, J. C., D. Ripper et P. M. Radley. 2004. «Emerging concepts and research directions in the study of cavity-nesting birds: Keystone ecological processes». *The Condor*, vol. 106, no 1, p. 1-4.
- Bélisle, M. et A. Desrochers. 2002. «Gap-crossing decisions by forest birds: An empirical basis for parameterizing spatially-explicit, individual-based models». *Landscape Ecology*, vol. 17, p. 219-231.
- Bergeron, Y. 2000. «Species and stand dynamics in the mixed woods of Quebec's southern boreal forest». *Ecology*, vol. 81, no 6, p. 1500-1516.
- Bergeron, Y. et P. Drapeau (2001). L'importance des forêts surannées et anciennes dans le maintien de la biodiversité en forêt boréale abitibienne. Ministère des ressources naturelles et de la faune du Québec: 172 p
- Bergeron, Y., S. Gauthier, M. Flannigan et V. Kafka. 2004. «Fire regimes at the transition between mixedwood and coniferous boreal forest in northwestern Quebec». *Ecology*, vol. 85, no 7, p. 1916-1932.
- Betts, M. G. et M.-A. Villard. 2009. «Landscape thresholds in species occurrence as quantitative targets in forest management: generality in space and time?». dans *Setting conservation targets for managed forest landscapes*, M.-A. Villard et B.G. Jonsson, p. 185-206. New-York: Cambridge University Press.

- Blanc, L. A. et K. Martin. 2012. «Identifying suitable woodpecker nest trees using decay selection profiles in trembling aspen (*Populus tremuloides*)». *Forest Ecology and Management*, vol. 286, p. 192-202.
- Blanc, L. A. et J. R. Walters. 2008. «Cavity-nest webs in a longleaf pine ecosystem». *The Condor*, vol. 110, no 1, p. 80-92.
- Block, W. et L. Brennan. 1993. «The habitat concept in ornithology». *Current ornithology*, vol. 11, p. 35-91.
- Bock, C. E. et Z. F. Jones. 2004. «Avian habitat evaluation: Should counting birds count?». *Frontiers in Ecology and the Environment*, vol. 2, no 8, p. 403-410.
- Bolles, F. 1892. «Young sapsuckers in captivity». *The Auk*, vol. 9, no 2, p. 109-119.
- Bonar, R. L. 2000. «Availability of pileated woodpecker cavities and use by other species». *The Journal of Wildlife Management*, p. 52-59.
- Boulet, B. et L. Côté (2012). La carie blanche du tronc des feuillus. En préparation.
- Bureau du Forestier en chef (2006). Recommandation du forestier en chef. Résultats - Provenance des volumes. Québec: 2 p. En ligne. <http://www.forestierenchef.gouv.qc.ca/images/stories/BFEC/recommandations/FEC-FIC-REC-Provenance.pdf>.
- Cadieux, P. 2012. «La dynamique de la faune cavicole le long d'une chronoséquence en forêt boréale mixte de l'est de l'Amérique du Nord». Mémoire de maîtrise, Montréal, Université du Québec à Montréal, 77 p.
- Chen, H. Y. H. et R. V. Popadiouk. 2002. «Dynamics of North American boreal mixedwoods». *Environmental Reviews*, vol. 10, p. 137-166.
- Clarke, H. 2008. «Impacts of partial harvest of riparian buffer strips on cavity-nesting birds in boreal mixedwood forest». Mémoire de maîtrise, Edmonton, University of Alberta, 158 p.

- Cockle, K. L., K. Martin et T. Wesolowski. 2011. «Woodpeckers, decay, and the future of cavity-nesting vertebrate communities worldwide». *Frontiers in Ecology and the Environment*, vol. 9, no 7, p. 377-382.
- Conner, R. N. et C. S. Adkisson. 1977. «Principal component of woodpecker nesting habitat». *The Wilson Bulletin*, vol. 89, no 1, p. 122-129.
- Conway, C. J. et T. E. Martin. 1993. «Habitat suitability for Williamson's sapsuckers in mixed-conifer forests». *The Journal of Wildlife Management*, vol. 57, no 2, p. 322-328.
- Cooke, H. A. 2009. «Do aggregated harvests with structural retention conserve cavity users in old forest in the boreal plains?». Mémoire de maîtrise, Edmonton, University of Alberta, 233 p.
- Cucco, M., G. Malacarne, M. L. Reid, B. D. Roitberg, N. W. Calderone, J. Schieck, M. Nietfeld, J. B. Stelfox, G. B. Sekgororoane et T. G. Dilworth. 1995. «Increase of parental effort in experimentally enlarged broods of Pallid Swifts». *Canadian Journal of Zoology*, vol. 73, p. 1387-1395.
- D'Astous, É. et M.-A. Villard. 2012. «Effects of selection harvesting on bark invertebrates and nest provisioning rate in an old forest specialist, the Brown Creeper (*Certhia americana*).». *Ecoscience*, vol. 19, no 2, p. 106-112.
- Daily, G. C., P. R. Ehrlich et N. M. Haddad. 1993. «Double keystone bird in a keystone species complex». *Proceedings of the National Academy of Sciences*, vol. 90, p. 592-594.
- Dansereau, P.-R. et Y. Bergeron. 1993. «Fire history in the southern boreal forest of northwestern Quebec». *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 23, p. 25-32.
- Darveau, M., L. Bélanger, J. Huot, É. Mélançon et S. DeBellefeuille. 1997. «Forestry practices and the risk of bird nest predation in a boreal coniferous forest». *Ecological Applications*, vol. 7, no 2, p. 572-580.
- Davies, K. F. et C. R. Margules. 1998. «Effects of habitat fragmentation on carabid beetles: Experimental evidence». *Journal of Animal Ecology*, vol. 67, p. 460-471.



- Davies, N. et A. Lundberg. 1985. «The influence of food on time budgets and timing of breeding of the Dunnock *Prunella modularis*». *Ibis*, vol. 127, p. 100-110.
- Debinski, D. M. et R. D. Holt. 2000. «A survey and overview of habitat fragmentation experiments». *Conservation Biology*, vol. 14, no 2, p. 342-355.
- Deng, W.-H. et W. Gao. 2005. «Edge effects on nesting success of cavity-nesting birds in fragmented forests». *Biological Conservation*, vol. 126, p. 363-370.
- Drapeau, P., A. Leduc, Y. Bergeron, S. Gauthier et J.-P. Savard. 2003. «Bird communities of old spruce-moss forests in the Clay Belt region: Problems and solutions in forest management». *The Forestry Chronicle*, vol. 79, no 3, p. 531-540.
- Drapeau, P., A. Leduc, J. F. Giroux, J. P. L. Savard, Y. Bergeron et W. K. Vickery. 2000. «Landscape-scale disturbances and changes in bird communities of boreal mixed-wood forests». *Ecological Monographs*, vol. 70, no 3, p. 423-444.
- Drapeau, P., A. Nappi, L. Imbeau et M. St-Germain. 2009. «Standing deadwood for keystone bird species in the eastern boreal forest: Managing for snag dynamics». *The Forestry Chronicle*, vol. 85, no 2, p. 227-234.
- Drever, M. C. et K. Martin. 2010. «Response of woodpeckers to changes in forest health and harvest: Implications for conservation of avian biodiversity». *Forest Ecology and Management*, vol. 259, p. 958-966.
- Dudley, J. et V. Saab (2003). A field protocol to monitor cavity-nesting birds. United States Department of Agriculture. Fort Collins, Forest Service: 16 p
- Duguay, J. P., P. B. Wood et G. W. Miller. 2000. «Effects of timber harvests on invertebrate biomass and avian nest success». *Wildlife Society Bulletin*, vol. 28, no 4, p. 1123-1131.
- Eberhardt, L. S. 1994. «Sap-feeding and its consequences for reproductive success and communication in Yellow-bellied Sapsuckers (*Sphyrapicus varius*)». Thèse de doctorat, Gainesville, University of Florida.

- Eberhardt, L. S. 2000. «Use and selection of sap trees by Yellow-bellied sapsuckers». *The Auk*, vol. 117, no 1, p. 41-51.
- Edman, M., A.-M. Eriksson et M.-A. Villard. 2008. «Effects of selection cutting on the abundance and fertility of indicator lichens *Lobaria pulmonaria* and *Lobaria quercizans*». *Journal of Applied Ecology*, vol. 45, p. 26-33.
- Edworthy, A. 2011. «Survival of tree cavities: a critical resource for cavity-nesting communities». Mémoire de maîtrise, Vancouver, University of British Columbia, 61 p.
- Environnement Canada. 2011. «Normales climatiques au Canada 1971-2000». En ligne. <<http://www.climat.meteo.gc.ca/>>. Consulté le 26 janvier 2011.
- Erdmann, G. G. et R. R. Oberg. 1974. «Sapsucker feeding damages crown-released yellow birch trees». *Journal of Forestry*, vol. 72, no 12, p. 760-763.
- Estades, C. F. 2001. «The effect of breeding-habitat patch size on bird population density». *Landscape Ecology*, vol. 16, p. 161-173.
- Estades, C. F. et S. A. Temple. 1999. «Temperate-forest bird communities in a fragmented landscape dominated by exotic pine plantations». *Ecological Applications*, vol. 9, p. 573-585.
- Fahrig, L. 2001. «How much habitat is enough?». *Biological Conservation*, vol. 100, p. 65-74.
- Fahrig, L. 2003. «Effects of habitat fragmentation on biodiversity». *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, vol. 34, p. 487-515.
- Foster, W. L. et J. Tate, Jr. 1966. «The activities and coactions of animals at sapsucker trees». *Living Bird*, vol. 5, p. 87-113.
- Franzreb, K. E. 1983. «A comparison of avian foraging behavior in unlogged and logged mixed-coniferous forest». *The Wilson Bulletin*, vol. 95, no 1, p. 60-76.
- Gagné, C., L. Imbeau et P. Drapeau. 2007. «Anthropogenic edges: Their influence on the American three-toed woodpecker (*Picoides dorsalis*) foraging

behaviour in managed boreal forests of Quebec». *Forest Ecology and Management*, vol. 252, no 1-3, p. 191-200.

Gauthier, J. et Y. Aubry. 1995. *Les oiseaux nicheurs du Québec: Atlas des oiseaux nicheurs du Québec méridional*. Montréal: Association québécoise des groupes d'ornithologues, Société québécoise de protection des oiseaux, Service canadien de la faune, Environnement Canada, 1295 p.

Gibbon, R. S. 1970. «The breeding biology and food of the Yellow-bellied Sapsucker in New Brunswick». Mémoire de maîtrise, Toronto, York University.

Götmark, F. et U. Unger. 1994. «Are conspicuous birds unprofitable prey? Field experiments with hawks and stuffed prey species». *The Auk*, vol. 111, no 2, p. 251-262.

Grieco, F. 2001. «Short-term regulation of food-provisioning rate and effect on prey size in blue tits, *Parus caeruleus*». *Animal Behaviour*, vol. 62, p. 107-116.

Grieco, F. 2002a. «How different: provisioning strategies result in equal rates of food delivery: An experimental study of blue tits (*Parus caeruleus*)». *Journal of Avian Biology*, vol. 33, no 4, p. 331-341.

Grieco, F. 2002b. «Time constraint on food choice in provisioning blue tits (*Parus caeruleus*) : The relationship between feeding rate and prey size». *Animal Behaviour*, vol. 64, no 4, p. 517-526.

Grove, S. J. 2002. «Saproxyl insect ecology and the sustainable management of forests». *Annual review of ecology and systematics*, vol. 33, p. 1-23.

Grubb, T. C., Jr. 1979. «Factors controlling foraging strategies of insectivorous birds». dans *The role of insectivorous birds in forests ecosystems*, J.G. Dickson, R. Connor, R. Fleet, J.A. Jackson et J.C. Kroll, p. 119-135. New York: Academic Press.

Grubb, T. C., Jr et P. F. Doherty, Jr. 1999. «On home-range gap-crossing». *The Auk*, vol. 116, no 3, p. 618-628.

- Gullion, G. W. et A. Alm. 1983. «Forest management and ruffed grouse populations in a Minnesota coniferous forest». *Journal of Forestry*, vol. 81, no 8, p. 529-536.
- Hall, L. S., P. R. Krausman et M. L. Morrison. 1997. «The habitat concept and a plea for standard terminology». *Wildlife Society Bulletin*, vol. 25, no 1, p. 173-182.
- Hannon, S. et S. Song (2008). Emulating natural disturbance through harvest: Responses of upland and riparian cavity-users in the boreal plains mixedwood forest, Réseau GDF: 10 p
- Hannon, S. J. et F. K. A. Schmiegelow. 2002. «Corridors may not improve the conservation value of small reserves for most boreal birds». *Ecological Applications*, vol. 12, no 5, p. 1457-1468.
- Harvey, B. D. et A. Leduc (1999). Plan général d'aménagement Forêt d'enseignement et de recherche du lac Duparquet (1998-2023), Groupe de recherche en écologie forestière-interuniversitaire, Université du Québec à Montréal, Unité de recherche et de développement forestiers de l'Abitibi-Témiscamingue, Université du Québec en Abitibi-Témiscamingue: 153 p
- Harvey, B. D., A. Leduc, S. Gauthier et Y. Bergeron. 2002. «Stand-landscape integration in natural disturbance-based management of the southern boreal forest». *Forest Ecology and Management*, vol. 155, p. 369-385.
- Hobson, K. A. et J. Schieck. 1999. «Changes in bird communities in boreal mixedwood forest: Harvest and wildfire effects over 30 years». *Ecological Applications*, vol. 9, no 3, p. 849-863.
- Holmes, R. T., P. P. Marra et T. W. Sherry. 1996. «Habitat-specific demography of breeding Black-Throated Blue Warblers (*Dendroica caerulescens*): Implications for population dynamics». *Journal of Animal Ecology*, vol. 65, no 2, p. 183-195.
- Holmes, R. T. et J. C. Schultz. 1988. «Food availability for forest birds: Effects of prey distribution and abundance on bird foraging». *Canadian Journal of Zoology*, vol. 66, p. 720-728.



- Holt, R. F. 1997. «Habitat selection, demography and conservation implications for a cavity-nesting community in a managed landscape». Thèse de doctorat, Toronto, University of Toronto, 89 p.
- Huhta, E., J. Jokimäki et P. Rahko. 1999. «Breeding success of Pied Flycatchers in artificial forest edges: The effect of a suboptimally shaped foraging area». *The Auk*, vol. 116, no 2, p. 528-535.
- Imbeau, L. 2001. «Effets à court et à long terme de l'aménagement forestier sur l'avifaune de la forêt boréale et une de ses espèces-clés : Le pic tridactyle». Thèse de Doctorat, Québec, Université Laval, 125 p.
- Imbeau, L. et A. Desrochers. 2002a. «Area sensitivity and edge avoidance: The case of the Three-toed Woodpecker (*Picoides tridactylus*) in a managed forest». *Forest Ecology and Management*, vol. 164, p. 249-256.
- Imbeau, L. et A. Desrochers. 2002b. «Foraging ecology and use of drumming trees by Three-toed Woodpeckers». *The Journal of Wildlife Management*, vol. 66, no 1, p. 222-231.
- Jackson, J. A., Henri R. Ouellet et B. J. Jackson. 2002. «Hairy Woodpecker (*Picoides villosus*), The Birds of North America Online (A. Poole, Ed)». Cornell Lab of Ornithology. En ligne. <http://bna.birds.cornell.edu/bnaproxy.birds.cornell.edu/bna/species/702>. Consulté le 12 avril 2012.
- Jackson, J. A. et B. J. S. Jackson. 2004. «Ecological relationships between fungi and woodpecker cavity sites». *The Condor*, vol. 106, no 1, p. 37-49.
- Johnson, D. H. 1980. «The comparison of usage and availability measurements for evaluating resource preference». *Ecology*, vol. 61, no 1, p. 65-71.
- Johnson, M. D. 2007. «Measuring habitat quality: A review». *The Condor*, vol. 109, p. 489-504.
- Jones, J. 2001. «Habitat selection studies in avian ecology: a critical review». *The Auk*, vol. 118, no 2, p. 557-562.



- Julian Caley, M., K. A. Buckley et G. P. Jones. 2001. «Separating ecological effects of habitat fragmentation, degradation, and loss on coral commensals». *Ecology*, vol. 82, no 12, p. 3435-3448.
- Kilham, L. 1962. «Breeding behavior of Yellow-bellied Sapsuckers». *The Auk*, vol. 79, no 1, p. 31-43.
- Kilham, L. 1964. «The relations of breeding Yellow-bellied Sapsuckers to wounded birches and other trees». *The Auk*, vol. 81, no 4, p. 520-527.
- Kilham, L. 1971. «Reproductive behavior of Yellow-bellied Sapsuckers I. Preference for nesting in fomes-infected aspens and nest hole interrelations with flying squirrels, raccoons, and other animals». *The Wilson Bulletin*, vol. 83, no 2, p. 159-171.
- Kilham, L. 1977. «Nesting behavior of Yellow-bellied Sapsuckers». *The Wilson Bulletin*, vol. 89, no 2, p. 310-324.
- Kilham, L. 1983. *Life history studies of woodpeckers of eastern North America*. Cambridge: Nuttall Ornithological Club, 240 p.
- Korpimäki, E. et J. Wiehn. 1998. «Clutch size of kestrels: Seasonal decline and experimental evidence for food limitation under fluctuating food conditions». *Oikos*, vol. 83, no 2, p. 259-272.
- Kristan III, W. B. 2003. «The role of habitat selection behavior in population dynamics: Source-sink systems and ecological traps». *Oikos*, vol. 103, no 3, p. 457-468.
- Lack, D. L. 1968. *Ecological adaptations for breeding in birds*. London: Methuen, 409 p.
- Lambrechts, M. M., S. Caro, A. Charmantier, N. Gross, M.-J. Galan, P. Perret, M. Cartan-Son, P. C. Dias, J. Blondel et D. W. Thomas. 2004. «Habitat quality as a predictor of spatial variation in blue tit reproductive performance: A multi-plot analysis in a heterogeneous landscape». *Oecologia*, vol. 141, p. 555-561.

- Lampila, P., M. Mönkkönen et A. Desrochers. 2005. «Demographic responses by birds to forest fragmentation». *Conservation Biology*, vol. 19, no 5, p. 1537-1546.
- Lawrence, L. D. K. 1967. «A comparative life-history study of four species of woodpeckers». *Ornithological Monographs*, vol. 5, p. 1-156.
- Lent, R. A. et D. E. Capen. 1995. «Effects of small scale habitat disturbance on the ecology of breeding birds in a Vermont (USA) hardwood forest». *Ecography*, vol. 18, no 2, p. 97-108.
- Losin, N., C. H. Floyd, T. E. Schweitzer et S. J. Keller. 2006. «Relationship between aspen heartwood rot and the location of cavity excavation by a primary cavity-nester, the Red-naped Sapsucker». *The Condor*, vol. 108, no 3, p. 706-710.
- Lyons, J. E. 2005. «Habitat-specific foraging of Prothonotary Warblers: Deducing habitat quality». *The Condor*, vol. 107, no 1, p. 41-49.
- Machtans, C. S., M.-A. Villard et S. J. Hannon. 1996. «Use of riparian buffer strips as movement corridors by forest birds». *Conservation Biology*, vol. 10, no 5, p. 1366-1379.
- Mahon, C. L., J. D. Steventon et K. Martin. 2008. «Cavity and bark nesting bird response to partial cutting in northern conifer forests». *Forest Ecology and Management*, vol. 256, p. 2145-2153.
- Martikainen, P., L. Kaila et Y. Haila. 1998. «Threatened beetles in White-backed Woodpecker habitats». *Conservation Biology*, vol. 12, no 2, p. 293-301.
- Martin, K. 1998. «The role of animal behavior studies in wildlife science and management». *Wildlife Society Bulletin*, vol. 26, no 4, p. 911-920.
- Martin, K., K. E. H. Aitken et K. L. Wiebe. 2004. «Nest sites and nest webs for cavity-nesting communities in interior British Columbia, Canada: Nest characteristics and niche partitioning». *The Condor*, vol. 106, no 1, p. 5-19.

- Martin, K. et J. M. Eadie. 1999. «Nest webs: A community-wide approach to the management and conservation of cavity-nesting forest birds». *Forest Ecology and Management*, vol. 115, p. 243-257.
- Martin, T. E. 1987. «Food as a limit on breeding birds: A life-history perspective». *Annual review of ecology and systematics*, vol. 18, p. 453-487.
- Martin, T. E. 1992. «Interaction of nest predation and food limitation in reproductive strategies». *Current ornithology*, vol. 9, p. 163-197.
- Martin, T. E. et P. Li. 1992. «Life history traits of open- vs. cavity-nesting birds». *Ecology*, vol. 73, no 2, p. 579-592.
- Mascarua Lopez, L. E., K. A. Harper et P. Drapeau. 2006. «Edge influence on forest structure in large forest remnants, cutblock separators, and riparian buffers in managed black spruce forests». *Ecoscience*, vol. 13, no 2, p. 226-233.
- Mazerolle, M. J. (2012). R package 'AICcmodavg' : Model selection and multimodel inference based on (Q) AIC(c) (version 1.24).
- Mazerolle, M. J. et M.-A. Villard. 1999. «Patch characteristics and landscape context as predictors of species presence and abundance: A review». *Ecoscience*, vol. 6, no 1, p. 117-124.
- Mazgajski, T. D. et L. Rejt. 2006. «The effect of forest patch size on the breeding biology of the great spotted woodpecker *Dendrocopos major*». *Annales Zoologici Fennici*, vol. 43, p. 211-220.
- McAtee, W. L. (1911). Woodpeckers in relation to trees and wood products. U.S. Department of Agriculture. Washington. Biological Survey-Bulletin: 99 p
- Mikusinski, G., M. Gromadzki et P. Chylarecki. 2001. «Woodpeckers as indicators of forest bird diversity». *Conservation Biology*, vol. 15, no 1, p. 208-217.
- Ministère des Ressources naturelles et de la Faune (2012). Règlement sur les normes d'intervention dans les forêts du domaine de l'État. Loi sur les forêts, Gouvernement du Québec (L.R.Q., c.F-41,a. 171)

- Moore, R. P., W. D. Robinson, I. J. Lovette et T. R. Robinson. 2008. «Experimental evidence for extreme dispersal limitation in tropical forest birds». *Ecology Letters*, vol. 11, p. 960-968.
- Morin, H., D. Laprise et Y. Bergeron. 1993. «Chronology of spruce budworm outbreaks near Lake Duparquet, Abitibi region, Quebec». *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 23, no 8, p. 1497-1506.
- Murcia, C. 1995. «Edge effects in fragmented forests: Implications for conservation». *Trends in Ecology & Evolution*, vol. 10, no 2, p. 58-62.
- Naef-Daenzer, L., B. Naef-Daenzer et R. G. Nager. 2000. «Prey selection and foraging performance of breeding great tits *Parus major* in relation to food availability». *Journal of Avian Biology*, vol. 31, no 2, p. 206-214.
- Nappi, A. 2009. «Sélection d'habitat et démographie du Pic à dos noir dans les forêts brûlées de la forêt boréale». Thèse de doctorat, Montréal, Université du Québec à Montréal, 189 p.
- Nappi, A. et P. Drapeau. 2009. «Reproductive success of the black-backed woodpecker (*Picoides arcticus*) in burned boreal forests: Are burns source habitats?». *Biological Conservation*, vol. 142, p. 1381-1391.
- Nappi, A. et P. Drapeau. 2011. «Pre-fire forest conditions and fire severity as determinants of the quality of burned forests for deadwood-dependent species: The case of the black-backed woodpecker». *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 41, p. 994-1003.
- Newton, I. 1998. *Population limitation in birds*. London: Academic Press Limited, 597 p.
- Nicolai, V. 1986. «The bark of trees: Thermal properties, microclimate and fauna». *Oecologia*, vol. 69, p. 148-160.
- Nilsson, J.-Å. 1994. «Energetic bottle-necks during breeding and the reproductive cost of being too early». *Journal of Animal Ecology*, vol. 63, no 1, p. 200-208.

- Norton, B. G. et B. Hannon. 1997. «Environmental values: A place-based theory». *Environmental Ethics*, vol. 19, no 3, p. 227-245.
- O'Neill Goodbred, C. et R. T. Holmes. 1996. «Factors affecting food provisioning of nestling Black-throated Blue Warblers». *The Wilson Bulletin*, vol. 108, no 3, p. 467-479.
- Orians, G. H. et N. E. Pearson. 1979. «On the theory of central place foraging». dans *Analysis of Ecological Systems*, D. J. Horn, R. D. Mitchell et G. R. Stairs, p. 154-177. Columbus: Ohio State University Press.
- Östlund, L., O. Zackrisson et A.-L. Axelsson. 1997. «The history and transformation of a Scandinavian boreal forest landscape since the 19th century». *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 27, p. 1198-1206.
- Ouellet-Lapointe, U. 2011. «Le maintien des espèces cavicoles dans les paysages aménagés en forêt boréale mixte de l'est du Canada». Mémoire de maîtrise, Montréal, Université du Québec à Montréal, 75 p.
- Paton, P. W. C. 1994. «The effect of edge on avian nest success: How strong is the evidence?». *Conservation Biology*, vol. 8, no 1, p. 17-26.
- Peltonen, M., K. Heliövaara et R. Väisänen. 1997. «Forest insects and environmental variation in stand edges». *Silva Fennica*, vol. 31, no 2, p. 129-141.
- Petit, L. J. et D. R. Petit. 1996. «Factors governing habitat selection by Prothonotary Warblers: Field tests of the Fretwell-Lucas models». *Ecological Monographs*, vol. 66, no 3, p. 367-387.
- Pettersson, R. B., J. P. Ball, K.-E. Renhorn, P.-A. Esseen et K. Sjöberg. 1995. «Invertebrate communities in boreal forest canopies as influenced by forestry and lichens with implications for passerine birds». *Biological Conservation*, vol. 74, p. 57-63.
- Pimm, S. L., G. J. Russell, J. L. Gittleman et T. M. Brooks. 1995. «The future of biodiversity». *Science*, vol. 269, p. 347-350.



- Pinheiro, J., D. Bates, S. DebRoy, D. Sarkar et R Development Core Team (2012). R package 'nlme' :Linear and nonlinear mixed effects models (version 3.1-103)
- Pothier, D., F. Raulier et M. Riopel. 2004. «Ageing and decline of trembling aspen stands in Quebec». *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 34, p. 1251-1258.
- Potvin, F., R. Courtois et L. Bélanger. 1999. «Short-term response of wildlife to clear-cutting in Quebec boreal forest: Multiscale effects and management implications». *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 29, p. 1120-1127.
- Power, M. E., D. Tilman, J. A. Estes, B. A. Menge, W. J. Bond, L. S. Mills, G. Daily, J. C. Castilla, J. Lubchenco et R. T. Paine. 1996. «Challenges in the quest for keystones». *BioScience*, vol. 46, no 8, p. 609-620.
- Ptaff. 2005. «Lever, coucher, durée du jour». En ligne. <<http://ptaff.ca/soleil>>. Consulté le 22 novembre 2010.
- Pulliam, H. R. 1988. «Sources, sinks, and population regulation». *American Naturalist*, vol. 132, no 5, p. 652-661.
- Pyke, G. H., H. R. Pulliam et E. L. Charnov. 1977. «Optimal foraging: A selective review of theory and tests». *Quarterly Review of Biology*, vol. 52, no 2, p. 137-154.
- Renhorn, K.-E., P.-A. Esseen, K. Palmqvist et B. Sundberg. 1996. «Growth and vitality of epiphytic lichens. I. Response to microclimate along a forest edge-interior gradient». *Oecologia*, vol. 109, no 1, p. 1-9.
- Renken, R. B. et E. P. Wiggers. 1989. «Forest characteristics related to Pileated woodpecker territory size in Missouri». *The Condor*, vol. 91, no 3, p. 642-652.
- Rheault, H., P. Drapeau, Y. Bergeron et P.-A. Esseen. 2003. «Edge effects on epiphytic lichens in managed black spruce forests of eastern North America». *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 33, p. 23-32.

- Riopel, M., S. Miron et J. Bégin (2011). Étude de l'insolation hivernale au tronc sur les tiges survivantes 10 ans après une coupe avec protection des petites tiges marchandes dans les dispositifs permanents, Université Laval: 25 p
- Ripper, D., J. C. Bednarz et D. E. Varland. 2007. «Landscape use by Hairy woodpeckers in managed forests of Northwestern Washington». *Journal of Wildlife Management*, vol. 71, no 8, p. 2612-2623.
- Rissler, L. J., D. N. Karowe, F. Cuthbert et B. Scholtens. 1995. «The influence of Yellow-bellied Sapsuckers on local insect community structure». *The Wilson Bulletin*, vol. 107, no 4, p. 746-752.
- Roberge, J. M., P. Angelstam et M.-A. Villard. 2008. «Specialised woodpeckers and naturalness in hemiboreal forests—Deriving quantitative targets for conservation planning». *Biological Conservation*, vol. 141, no 4, p. 997-1012.
- Robertson, B. A. et R. L. Hutto. 2006. «A framework for understanding ecological traps and an evaluation of existing evidence». *Ecology*, vol. 87, no 5, p. 1075-1085.
- Robichaud, I., M.-A. Villard et C. S. Machtans. 2002. «Effects of forest regeneration on songbird movements in a managed forest landscape of Alberta, Canada». *Landscape Ecology*, vol. 17, p. 247-262.
- Robitaille, A. et J.-P. Saucier. 1998. *Paysages régionaux du Québec méridional*. Québec: Les Publications Du Québec, 213 p.
- Ruel, J.-C., D. Pin et K. Cooper. 2001. «Windthrow in riparian buffer strips: Effect of wind exposure, thinning and strip width». *Forest Ecology and Management*, vol. 143, p. 105-113.
- Rukke, B. A. 2000. «Effects of habitat fragmentation: increased isolation and reduced habitat size reduces the incidence of dead wood fungi beetles in a fragmented forest landscape». *Ecography*, vol. 23, p. 492-502.
- Sadoti, G. et K. T. Vierling. 2010. «Nonideal habitat selection by a North American cavity excavator: Pecking up the wrong tree?». *Canadian Journal of Zoology*, vol. 88, p. 527-535.

- Savignac, C. et C. S. Machtans. 2006. «Habitat requirements of the Yellow-bellied Sapsucker, *Sphyrapicus varius*, in boreal mixedwood forests of northwestern Canada». *Canadian Journal of Zoology*, vol. 84, p. 1230-1239.
- Schaefer, R. R., R. N. Conner, D. C. Rudolph et D. Saenz. 2004. «Red-cockaded woodpecker nestling provisioning and reproduction in two different pine habitats». *The Wilson Bulletin*, vol. 116, no 1, p. 31-40.
- Schmiegelow, F. K. A., G. S. Machtans et S. J. Hannon. 1997. «Are boreal birds resilient to forest fragmentation? An experimental study of short-term community responses». *Ecology*, vol. 78, no 6, p. 1914-1932.
- Seki, S.-I. et H. Takano. 1998. «Caterpillar abundance in the territory affects the breeding performance of great tit *Parus major minor*». *Oecologia*, vol. 114, p. 514-521.
- Sergio, F. et I. Newton. 2003. «Occupancy as a measure of territory quality». *Journal of Animal Ecology*, vol. 72, p. 857-865.
- Shields, W. J., Jr et J. G. Bockheim. 1981. «Deterioration of trembling aspen clones in the Great Lakes region». *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 11, p. 530-537.
- Speights, J. R. 2007. «Yellow-bellied Sapsucker (*Sphyrapicus varius*) habitat use, host tree selection, and time activity budgets in bottomland hardwood forests of East Texas». Mémoire de maîtrise, Ann Arbor, Stephen F. Austin State University, 83 p.
- Stephens, D. W. et J. R. Krebs. 1986. *Foraging theory*. New Jersey: Princeton University Press, 247 p.
- Stratford, J. A. et W. D. Robinson. 2005. «Gulliver travels to the fragmented tropics: Geographic variation in mechanisms of avian extinction». *Frontiers in Ecology and the Environment*, vol. 3, no 2, p. 85-92.
- Straus, M. A., K. Bavrlic, E. Nol, D. M. Burke et K. A. Elliott. 2011. «Reproductive success of cavity-nesting birds in partially harvested woodlots». *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 41, p. 1004-1017.

- Stubbs, C. S. 1989. «Patterns of distribution and abundance of corticolous lichens and their invertebrate associates on *Quercus rubra* in Maine». *The Bryologist*, vol. 92, no 4, p. 453-460.
- Sturman, W. A. 1968. «The foraging ecology of *Parus atricapillus* and *P. rufescens* in the breeding season, with comparisons with other species of *Parus*». *The Condor*, vol. 70, no 4, p. 309-322.
- Summerville, K. S. et T. O. Crist. 2003. «Determinants of lepidopteran community composition and species diversity in eastern deciduous forests: Roles of season, eco-region and patch size». *Oikos*, vol. 100, p. 134-148.
- Szaro, R. C. et R. P. Balda. 1979. «Bird community dynamics in a ponderosa pine forest». *Studies in Avian Biology*, vol. 3, p. 1-66.
- Tate, J., Jr. 1969. «Foraging behavior of the eastern Yellow-bellied Sapsucker (*Sphyrapicus varius varius*)». Thèse de doctorat, Lincoln, University of Nebraska.
- Tate, J., Jr. 1973. «Methods and annual sequence of foraging by the Sapsucker». *The Auk*, vol. 90, no 4, p. 840-856.
- Tobalske, B. W. 1992. «Evaluating habitat suitability using relative abundance and fledging success of Red-naped Sapsuckers». *The Condor*, vol. 94, no 2, p. 550-553.
- Tozer, D. C. 2010. «Quality of selection-logged and unlogged forests for breeding Yellow-bellied Sapsuckers». Thèse de doctorat, Peterborough, Trent University, 160 p.
- Tozer, D. C., E. Nol et D. M. Burke. 2011. «Quality of mature aspen and maple forests for breeding Yellow-bellied Sapsuckers (*Sphyrapicus varius*)». *Canadian Journal of Zoology*, vol. 89, p. 148-160.
- Tozer, D. C., E. Nol, D. M. Burke, K. A. Elliott et K. J. Falk. 2009. «Predation by bears on woodpecker nests: are nestling begging and habitat choice risky business?». *The Auk*, vol. 126, no 2, p. 300-309.



- Tremblay, J. A., J. Ibarzabal, C. Dussault et J.-P. L. Savard. 2009. «Habitat requirements of breeding Black-backed Woodpeckers (*Picoides arcticus*) in managed, unburned boreal forest». *Avian Conservation and Ecology*, vol. 4, no 1, p. 2.
- Ulyshen, M. D., J. L. Hanula, S. Horn, J. C. Kilgo et C. E. Moorman. 2004. «Spatial and temporal patterns of beetles associated with coarse woody debris in managed bottomland hardwood forests». *Forest Ecology and Management*, vol. 199, p. 259-272.
- Vaillancourt, M.-A., P. Drapeau, S. Gauthier et M. Robert. 2008. «Availability of standing trees for large cavity-nesting birds in the eastern boreal forest of Québec, Canada». *Forest Ecology and Management*, vol. 255, p. 2272-2285.
- Van Horne, B. 1983. «Density as a Misleading Indicator of Habitat Quality». *The Journal of Wildlife Management*, vol. 47, no 4, p. 893-901.
- Vickery, P. D., M. L. Hunter, Jr et J. V. Wells. 1992. «Is density an indicator of breeding success?». *The Auk*, vol. 109, no 4, p. 706-710.
- Vincent, J.-S. et L. Hardy. 1977. «L'évolution et l'extinction des grands lacs glaciaires Barlow et Ojibway en territoire québécois». *Géographie physique et Quaternaire*, vol. 31, p. 357-372.
- Virkkala, R. 1990. «Ecology of the Siberian Tit *Parus cinctus* in relation to habitat quality: effects of forest management». *Ornis Scandinavica*, vol. 21, no 2, p. 139-146.
- Virkkala, R. 2006. «Why study woodpeckers? The significance of woodpeckers in forest ecosystems». *Annales Zoologici Fennici*, vol. 43, p. 82-85.
- Virkkala, R. et H. Liehu. 1990. «Habitat selection by the Siberian Tit (*Parus cinctus*) in virgin and managed forests in northern Finland». *Ornis Fennica*, vol. 67, p. 1-12.
- von Haartman, L. 1957. «Adaptation in hole-nesting birds». *Evolution*, vol. 11, no 3, p. 339-347.



- Walters, E. L., H. M. Edward et E. L. Peter (2002). Yellow-bellied Sapsucker (*Sphyrapicus varius*). The Birds of North America Online. A. Poole, Ithaca: Cornell Lab of Ornithology. The Birds of North America Online En ligne. <<http://bna.birds.cornell.edu.bnaproxy.birds.cornell.edu/bna/species/662doi:10.2173/bna.662>>.
- Warren, T. L., M. G. Betts, A. W. Diamond et G. J. Forbes. 2005. «The influence of local habitat and landscape composition on cavity-nesting birds in a forested mosaic». *Forest Ecology and Management*, vol. 214, p. 331-343.
- Whittingham, L. A. et R. J. Robertson. 1994. «Food availability, parental care and male mating success in Red-winged Blackbirds (*Agelaius phoeniceus*)». *Journal of Animal Ecology*, vol. 63, no 1, p. 139-150.
- Wiklander, U., O. Olsson et S. G. Nilsson. 2001. «Age and reproduction in Lesser spotted Woodpeckers (*Dendrocopos minor*)». *The Auk*, vol. 118, no 3, p. 624-635.
- Wittenberger, J. F. 1982. «Factors affecting how male and female Bobolinks apportion parental investments». *The Condor*, vol. 84, no 1, p. 22-39.
- Zanette, L. 2001. «Indicators of habitat quality and the reproductive output of a forest songbird in small and large fragments». *Journal of Avian Biology*, vol. 32, p. 38-46.